

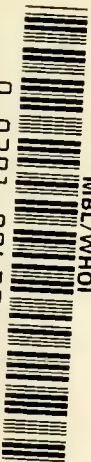




QL  
1  
Fauna  
v. 28

Eisig, Hugo  
Ichthyotomus  
1906

MBL/WHOI



0 0301 0063942 3





FAUNA UND FLORA  
DES GOLFES VON NEAPEL

UND DER  
ANGRENZENDEN MEERES-ABSCHNITTE.

HERAUSGEGEBEN  
VON DER  
ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL.

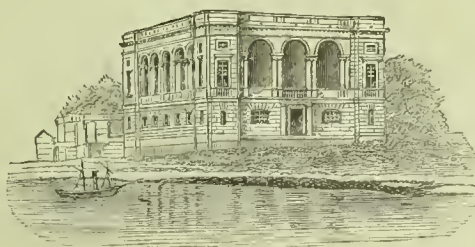
28. MONOGRAPHIE:

ICHTHYOTOMUS SANGUINARIUS

EINE AUF AALEN SCHMAROTZENDE ANNELIDE

VON  
PROF. DR. HUGO EISIG.

MIT 34 TEXTFIGUREN UND 10 TAFELN.



BERLIN

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN

1906.

Subscriptionspreis jährlich 50 Mark.





# FAUNA UND FLORA DES GOLFES VON NEAPEL

UND DER  
ANGRENZENDEN MEERES-ABSCHNITTE.

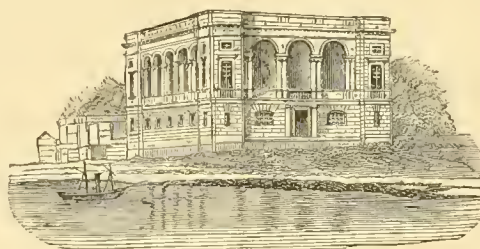
HERAUSGEGEBEN  
VON DER  
ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL.

---

28. MONOGRAPHIE:  
ICHTHYOTOMUS SANGUINARIUS  
EINE AUF AALEN SCHMAROTZENDE ANNELIDE

VON  
PROF. DR. HUGO EISIG.

MIT 34 FIGUREN IM TEXT UND 10 TAFELN.



---

BERLIN  
VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN  
1906.

Subscriptionspreis jährlich 50 Mark.



# ICHTHYOTOMUS SANGUINARIUS

EINE AUF AALEN SCHMAROTZENDE ANNELIDE

VON

PROF. DR. HUGO EISIG.

MIT 34 FIGUREN IM TEXT UND 10 TAFELN.

HERAUSGEGEBEN

VON DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL.

---

BERLIN

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN

1906.

Ladenpreis 70 Mark.



## Vorwort.

Vor ungefähr einem Jahrzehnt übergab mir Dr. LO BIANCO, durch dessen Hände der grösste Theil des der Zoologischen Station zuströmenden Thiermaterials geht, einen Wurm, welchen er auf einem Aale, *Myrus vulgaris* L., festsitzend gefunden hatte. Ein Blick genügte, um festzustellen, dass eine Polychäte vorlag, und durch die darauf folgende etwas eingehendere Untersuchung konnte auch bald ermittelt werden, dass diese Polychäte durch ein scheerenähnliches, pharyngeales Haftorgan sich in die Haut des Aales einbohren und dessen Blut saugen kann. Nicht so ohne Weiteres festzustellen war dagegen die Familien-Zugehörigkeit des Parasiten, denn erst nach gründlicher Untersuchung der Gesamtorganisation konnte geschlossen werden, dass er den Syllideen am nächsten verwandt ist. Heute aber steht er als einzige Art und Gattung da, welche überdies eine besondere Familie zu bilden hat, und in Anbetracht dieser seiner exquisiten »Monos«-Qualität kam ich der Aufforderung des Herausgebers der Fauna und Flora um so lieber nach, die neue Polychäte, welche ich *Ichthyotomus sanguinarius* benannt habe, monographisch zu bearbeiten.

Hat die Wissenschaft die Entdeckung dieses sich in so vieler Hinsicht überaus interessant verhaltenden Parasiten Dr. LO BIANCO zu danken, so bin ich persönlich diesem dafür verpflichtet, dass er mir, meiner Aufforderung zufolge, einen Beitrag über Auftreten, Häufigkeit etc. von Parasit und Aalen geliefert hat. Dieser auf p. 152 bis 155 zum Abdruck gebrachte Statistische Beitrag Dr. LO BIANCO's wird, weil die Chorologie des Parasiten mit der der Aale zusammenfällt, auch eine über die Grenzen dieser Schrift hinaus reichende Bedeutung behalten.

Ich war — leider — gezwungen, eine grössere Zahl neuer Termini technici anzuwenden. Hierbei war mir es von grossem Werthe, dass sich Prof. P. MAYER

bereit fand, über die meisten dieser Termini mit mir zu discutiren; denn wenn einer oder der andere die allgemeine Anerkennung finden sollte, so schreibe ich dies nicht zum mindesten eben dieser Discussion zu, welche er schon vor seiner Publication zu passiren hatte. Sehr zu Dank verpflichtet bin ich auch Prof. MAYER für die grosse Hülfe, die er mir bei der Correctur dieser Schrift geleistet hat.

Schliesslich möchte ich auch noch Herrn Geheimrath DOHRN meinen besten Dank aussprechen, denn ohne die vielseitigen Mittel der Zoologischen Station hätte aller Wahrscheinlichkeit nach weder *Ichthyotomus* so bald entdeckt werden, noch diese meine Arbeit, so wie sie ist, zu Stande kommen können.

Neapel, Zoologische Station, Ende Februar 1906.

H. Eisig.



## Inhaltsverzeichnis.

	Seite		Seite
Vorwort . . . . .	v	d. Die Cirren . . . . .	92
Inhaltsverzeichnis . . . . .	vii	e. Das podiale Nervensystem . . . . .	95
Berichtigungen . . . . .	viii	f. Allgemeine und vergleichende Bemerkungen . . . . .	100
<b>I. Anatomie und Morphologie.</b>			
1. Allgemeine Körperform, Prostomium, Pygidium und typisches Segment . . .	1	9. Das Nervensystem . . . . .	106
a. Allgemeine Körperform . . . . .	1	a. Gehirn und Schlundring . . . . .	107
b. Das Prostomium . . . . .	3	b. Subösophagealganglion . . . . .	109
c. Das Pygidium . . . . .	8	c. Bauchstrang . . . . .	110
d. Das typische Segment . . . . .	10	d. Das Schlundnervensystem . . . . .	115
2. Die Haut . . . . .	13	e. Allgemeine Bemerkungen . . . . .	116
3. Die Muskulatur des Stammes . . . . .	14	10. Sinnesorgane (Receptoren) . . . . .	120
a. Die Ringmuskulatur . . . . .	14	a. Sehorgane (Photoreceptoren) . . . . .	120
b. Die Längsmuskulatur . . . . .	17	b. Wimperorgane (Stibo-Receptoren) . . . . .	122
c. Die transversale Muskulatur . . . . .	18	c. Die Receptoren der Antennen, Cirren und der segmentalen Ventralorgane (Tango- und Kymoreceptoren) . . . . .	124
d. Allgemeine Bemerkungen . . . . .	19	11. Die Genitalorgane . . . . .	129
4. Darmkanal . . . . .	19	12. Die Nephridien . . . . .	136
a. Saugnapf und Mundkegel mit Saugmund = Stoma . . . . .	20	13. Cölom und Blut . . . . .	138
b. Der Pharynx . . . . .	26	14. Methodik . . . . .	140
c. Stilette und Stilettsehere . . . . .	31	<b>II. Systematik und Chorologie nebst einem Anhang über den Parasitismus der Polychäten . . . . .</b>	
d. Der Mitteldarm . . . . .	49	1. Systematik . . . . .	113
e. Das Proctodäum . . . . .	54	2. Chorologie (Statistischer Beitrag des Dr. Lo Bianco) . . . . .	151
f. Vergleichende Bemerkungen über den Darmkanal . . . . .	54	a. Aale, auf welchen Parasiten gefunden wurden . . . . .	152
5. Die hämophilinen Schlunddrüsen . . . . .	58	b. Aale, auf welchen keine Parasiten gefunden wurden . . . . .	155
a. Beschreibung der Drüsen . . . . .	58	3. Anhang: Über den Parasitismus der Polychäten . . . . .	157
b. Vergleichende Bemerkungen . . . . .	63		
6. Die hämophilinen serialen Drüsen . . . . .	67		
7. Die Spinndrüsen . . . . .	71		
8. Die Podien . . . . .	74		
a. Das Parapodium . . . . .	75		
b. Das Chätopodium . . . . .	83		
c. Die Borsten . . . . .	88		

	Seite		Seite
III. Biologisches und Physiologisches . . . . .	168	δ. Familie der Aphroditeen . . . . .	224
1. Beobachtungen und Versuche über Befreiung und Wiederbefestigung von <i>Ichthyotomus</i> . . . . .	168	ε. Familie der Hesioniden . . . . .	231
a. Beobachtungen über Befreiung . . . . .	169	ζ. Familie der Syllideen . . . . .	234
b. Beobachtungen über Wiederbefestigung . . . . .	171	η. Familie der Glyceriden . . . . .	236
α. Über Wiederbefestigung auf <i>Myrus</i> . . . . .	171	θ. Familie der Phyllodociden . . . . .	241
β. Über Wiederbefestigung auf solchen Aalen, welche im Freien nie inficirt gefunden wurden . . . . .	171	ι. Familie der Alciopiden . . . . .	243
γ. Über Wiederbefestigung auf anderen Teleostiern . . . . .	174	c. Zusammenfassung der im vorhergehenden Kapitel festgestellten Thatsachen. . . . .	247
δ. Über Wiederbefestigung auf Sela-chiern . . . . .	176	d. Über die Locomotion der Oligochäten und Hirudineen . . . . .	257
ε. Zusammenfassung über Wiederbefestigung . . . . .	177	e. Allgemeines über Anneliden-Locomotion . . . . .	260
2. Über die Stilette der Syllideen . . . . .	179	α. Die verschiedenen Locomotions-Modi . . . . .	260
3. Über die Function der hämophilinen Drüsen . . . . .	181	β. Über das Verhältniss, in welchem die verschiedenen Locomotions-Modi zu einander stehen . . . . .	264
4. Über die Autotomie von <i>Ichthyotomus</i> . . . . .	185	γ. Über das Verhältniss zwischen der Locomotion der Anneliden und der Locomotion einiger anderer Thiere . . . . .	267
5. Über die Locomotion der Anneliden . . . . .	190	f. Locomotion und Innervation . . . . .	277
a. Analyse der Anneliden-Locomotion unter Zugrundelegung der Locomotion von <i>Ichthyotomus</i> . . . . .	190	α. Podiale Locomotion . . . . .	278
b. Über die Locomotion verschiedener anderer Polychäten . . . . .	200	β. Undulatorische Locomotion . . . . .	282
α. Familie der Nephtydeen . . . . .	201	γ. Undulatorisch-podiale Locomotion . . . . .	287
β. Familie der Lycorideen . . . . .	207	δ. Peristaltische Locomotion (Kriechgang) . . . . .	288
γ. Familie der Euniciden . . . . .	211	ε. Flucht- und Abwehrbewegungen . . . . .	289
		IV. Phylogenetisches . . . . .	292
		Rudimentär, Reliquiär und Neotenisch . . . . .	292
		Beherrschung und Umgestaltung der Organisation des Parasiten durch die Stilettzähne . . . . .	293
		Wie entstanden die Zähne oder Widerhaken der Stilette? . . . . .	294
		Litteraturverzeichnis . . . . .	297

## Berichtigungen.

Seite 12 Zeile 17 von oben statt 17 lies 19

» 27 » 6 von unten » 58 » 38.

» 128 » 8 » » » 134 » 124.

» 196 » 15 » » » schlugen lies schlagen.

» 237 » 15 » » » Koflappen lies Kopflappen.

» 239 » 3 von oben » von lies wie.

# I. Anatomie und Morphologie.

## 1. Allgemeine Körperform, Prostomium, Pygidium und typisches Segment.

### a. Allgemeine Körperform.

*Ichthyotomus* gehört zu den kleinen, mittelschlanken Anneliden, denn weitaus die meisten Individuen überschreiten nicht die Länge von 5—7 mm bei einer grössten Breite von 0,5 mm. Solche, welche eine Länge von 10 mm bei einer Breite von 1 mm aufweisen, treten nur vereinzelt auf, und es handelt sich dann in der Regel um prall mit Geschlechtsproducten erfüllte ♀, welche nach der Eiablage wahrscheinlich zu Grunde gehen (Taf. I Fig. 2—5). Die grösste Breite fällt annähernd mit der Körpermitte zusammen, von wo aus sich die Segmente sowohl rostrad, als auch caudad verjüngen, und zwar in höherem Grade in der letzteren als in der ersteren Richtung. Im lebenden Zustande erscheint der Körper seiner ganzen Länge nach dorso-ventral stark abgeplattet; wogegen er bei todtten, conservirten einen mehr rundlichen Querschnitt annimmt. Diese Abplattung wird durch kräftige, dorso-ventral gespannte, septale Muskeln verursacht, welche im lebenden Thiere offenbar unter einem andauernden Tonus stehen. In hohem Maasse wird der Habitus von *Ich* durch die relativ so bedeutende Dimensionen erreichenden Segmentanhänge, nämlich durch die Parapodien und Cirren, vor Allem aber durch die Dorsalcirren beeinflusst, weil nämlich die letzteren, als die am meisten dorsal gelegenen und, wenigstens der Länge nach, ausgedehntesten Anhänge in der Pronation die übrigen Anhänge grösstenteils verdecken (Taf. I Fig. 6A—6C). Je nachdem aber diese weit abstehenden Dorsalcirren mehr quer oder mehr nach hinten gerichtet und zugleich gehoben oder gesenkt sind, verändert sich das Gesamtansehen des Wurmes nicht wenig. Oft liegen auch diese Cirren so hart und regelmässig aneinander, dass man an Elytren erinnert wird. Aber noch verschiedene andere Factoren tragen dazu bei, die Körperform unseres Parasiten, sei es vor-

übergehend, sei es dauernd, zu modificiren. So vor Allem die Geschlechtsreife; insbesondere bei den ♀, wo die Anfüllung der Segmente so weit gehen kann, dass die vorerwähnten Dorsalcirren nur wenig noch vom Körper abstehen (Taf. 1 Fig. 7). Der Contrast zwischen der plumpen Form eines solchen hochreifen ♀ und der schlanken eines unreifen oder der eines ♂ ist so gross, dass man ohne Kenntniss der verschiedenen Lebensphasen beide wohl kaum für Angehörige derselben Species zu halten geneigt sein würde (Taf. 1 Fig. 2—5). Weiter wird das Ansehen speciell des Vorderendes durch den Umstand beeinflusst, dass der vordere, grössere Theil der Mundhöhle (des Stomas) von *Ich.* in einen Saugnapf umgewandelt ist, in einen Saugnapf, der aber keine fixe Bildung darstellt, sondern noch aufhebbar ist, indem der kleinere, hintere Theil der Mundhöhle (des Stomas), der sogenannte Mundkegel, nebst den Stiletten hervorgezogen werden kann. Je nachdem aber Parasiten mit vorgezogenem Mundkegel oder solche mit mehr oder weniger zurückgezogenem, resp. solche ohne oder mit Saugnapfbildung verschiedenen Grades, zu Gesichte kommen, bietet das Vorderende bald ein mehr spitzes bald ein mehr plumpes Ansehen dar (Taf. 1 Fig. 9 und 10; Taf. 2 Fig. 8—13; Taf. 7 Fig. 1—3). Endlich ist auch noch das Hintérrende häufig Formveränderungen unterworfen; dann nämlich, wenn durch Autotomie, welche bei unsern Parasiten eine sehr häufige Erscheinung bildet, hintere Körperstrecken abgeworfen worden waren (Taf. 1 Fig. 7). Je nach der Ausdehnung dieser abgeworfenen Strecken und je nach dem Entwicklungsgrade der Regenerate bieten solch regenerirende Thiere von kurzen plumpen, aus wenigen Segmenten bestehenden und mit winzigem Anhange (dem Regenerate) endenden Torsen bis zu solchen, wo nur wenige Segmente verloren gegangen waren, welche überdies schon durch das Regenerat ersetzt sind, also sich wenig von normalen Thieren unterscheiden, die verschiedensten Uebergänge dar.

Die Färbung von *Ich.* wird theils durch die Nahrung, theils durch Vorgänge, welche mit der Geschlechtsreife (speciell bei den ♀) zusammenhängen, verursacht. Jugendliche Thiere, oder solche mit nur wenig ausgebildeten Ovarien, sowie alle ♂, erscheinen bei leerem Darne nahezu farblos; kommen sie dagegen mit gefülltem Darne zu Gesichte, was die Regel ist, dann erscheinen sie röthlich, und zwar, je nachdem das gesogene Aalblut noch unverändert oder schon zersetzt ist, bald mehr blut-, bald mehr braunroth. Während sich dieses Ansehen bei den ♂, selbst im höchsten Zustande der Reife, nur wenig ändert, höchstens stellenweise durch die Spermamassen eine leicht milchige Trübung zeigt, erleidet es bei den ♀ in solchem Zustande um so auffallendere Veränderungen. Mehr und mehr wird nämlich das ursprüngliche Roth durch die reifenden gelblichen Ovarien eingeengt, und dadurch, dass der Darm in Folge der in ihm aufgespeicherten, nicht mehr zur Ausscheidung gelangenden Excrete überdies eine eigene grünlich-gelbe oder braune Färbung erhält, wird schliesslich das durch den Darminhalt verursachte Roth ganz verdeckt. Solche ♀ erscheinen daher im Ganzen gelblich mit braunen oder gelbgrünen segmentalen Streifen und Punkten, je nachdem die im Darne aufgespeicherten Excretkörner braun oder gelb gefärbt sind. Die Breite dieser Streifen hängt ganz davon ab, einen wie grossen Theil des Darmes die Ovarien von Segment zu Segment



zwischen sich frei lassen; die Punkte aber entsprechen gewissen von den Ovarien in der Medianlinie frei gelassenen Stellen (Taf. 1 Fig. 2).

Ausgewachsene, 8—10 mm lange Thiere erreichen die Zahl von 70—90 Segmenten, 5—8 mm lange haben 60—70, 4—5 mm lange 50—60, 3—4 mm lange 40—50, 2—3 mm lange 30—40, 1—2 mm lange 15—30 und  $\frac{1}{2}$ —1 mm lange 6—15. Das kleinste mir zu Gesicht gekommene Thier, ein Juvenis von  $\frac{1}{2}$  mm Länge und mit 6 Segmenten, glich bereits in allem Wesentlichen der fertigen Form, insbesondere, was die Stilette, den Darm und die hämophilinen Drüsen betrifft; auch war es bereits auf einem *Myrus* eingebohrt und sog Blut. Daraus geht aber hervor, dass bei *Ich.* die Entwicklung zur fertigen, modificirten Form überaus rasch erfolgt, und dass von einer Larvenperiode nicht die Rede sein kann. Es wäre von grossem Interesse, wenn es gelänge, diese seine so rasch ihr Ziel erreichende Entwicklung vom Eie ab zu verfolgen; meine dahin zielenden Versuche haben aber noch zu keinem Resultate geführt.

Für den Gesamt-Habitus unseres Thieres ist noch seine Ausrüstung mit Flimmercilien an gewissen Körperstellen charakteristisch. Vor Allem sind es die Componenten der Podien, nämlich das Parapodium, der Ventralcirrus und der Dorsalcirrus, welche ventro-caudal durch ein Wimperfeld ausgezeichnet sind. Die ansehnlichste Grösse von diesen erreichen die Cilien der Dorsalcirren, welche sich auch tief in die Segmentgrenzen hinein fortsetzen und dort als Rosetten endigen. Noch viel kräftiger ausgebildet ist aber das dorsale Wimperkleid des Pygidiums, dessen Cilien eine Länge von  $25\ \mu$  erreichen (Textfigur 6 p. 9). Sehr klein dagegen sind die Wimpern an den in der Entwicklung oder in der Regeneration begriffenen Podien der präpygidialen Zone.

## b. Das Prostomium.

Thiere, welchen es gelungen ist, ihre mit Widerhaken besetzten Stilette aus der Flosse des Wirthes zu befreien, endigen in der Regel vorn zugespitzt, weil in Folge des heftigen, während der Befreiungsversuche vom Gesamtkörper bewerkstelligten Zuges der Mundkegel, unter Aufhebung des Saugnapfes, hervorgezerrt zu werden pflegt. Der winzige, lediglich eine Spalte im cuticularen Mundkegel bildende Saugmund (Taf. 4 Fig. 12) liegt dann rostran in der Principalachse, und diejenigen Organe, welche sonst vor oder doch zum Mindesten über dem Munde liegen, also das Gehirn und die receptorischen Kopfanhänge, liegen hinter ihm. Von einem Prostomium kann daher in diesem Formzustande keine Rede sein (vergl. Textfigur 1. Aber diesen Zustand dürfen wir eben, wenn wir zu einem Verständnisse der morphologischen Verhältnisse der vordersten Körperregion gelangen wollen, nicht einseitig der Betrachtung zu Grunde legen; wir müssen hingegen auch jenen ins Auge fassen, welchen einzelne befreite Würmer nach einiger Zeit wieder annehmen und die in der Flosse steckenden

alle darbieten, nämlich den Zustand, wo das Vorderende zur Saugnapf-Bildung eingestülpt ist, und der Mundkegel im Grunde dieser Einstülpung liegt. Da sehen wir dann Gehirn und receptorische Anhänge nicht mehr hinter, sondern über und vor dem Saugmunde gelegen, und in dem diese Organe umschliessenden Körpertheile haben wir dann auch das gesuchte Prostomium vor uns.

Die winzige Spalte im cuticularen Mundkegel, der hentige Saugmund, stellt demzufolge nur einen kleinen Theil des ursprünglichen Stomas<sup>\*)</sup> dar, und zwar die caudale mit dem Pharynx communicirende Stoma-Mündung. Der Haupttheil des ursprünglichen Stomas aber ist in der Bildung des Saugnapfes aufgegangen, und eben in dem Rande dieses Saugnapfes documentirt sich der ursprüngliche (alte) Mund oder die rostrale Stoma-Mündung (vergl. Textfigur 2).

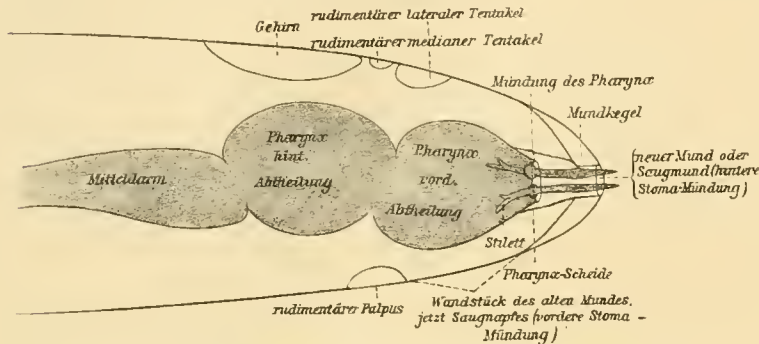


Fig. 1. Schema des Stomas bei protrahiertem Mundkegel.

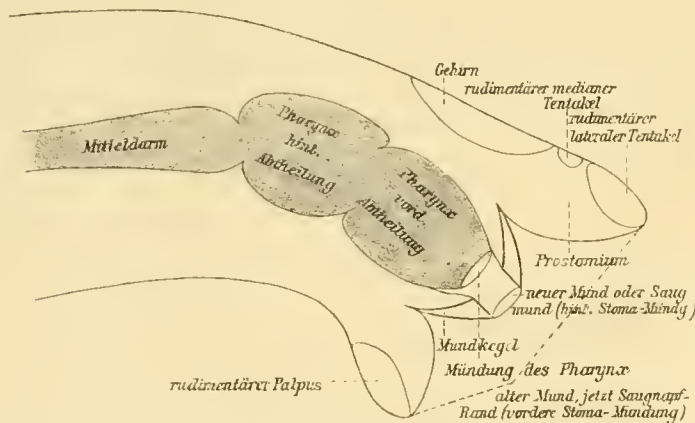


Fig. 2. Schema des Stomas bei retrahiertem Mundkegel (Saugnapfbildung).

Kategorie zu gehören, denn sein Prostomium lässt keinerlei Fortsätze erkennen. Erst bei stärkerer Vergrößerung macht sich genau in der Medianlinie seiner Rückenfläche eine unmittelbar vor dem Gehirn gelegene ovale Hautgrube geltend (vergl. Textfigur 3), in welcher zwei rundliche Gebilde polsterartig hart nebeneinander liegen. Gelegentlich werden auch diese Gebilde aus ihrer Hautgrube hervorgestreckt und erscheinen dann als winzige, an ihrem distalen Ende

<sup>\*)</sup> Als Stoma bezeichne ich die Wandungen der Mundhöhle nebst ihren Mündungen. Die rostrale Stoma-Mündung ist »der Mund« schlechtweg, die caudale Stoma-Mündung vermittelt die Communication mit der Pharynx-Mündung. Ausführlicheres hierüber im Abschnitt Darmkanal, Kapitel Stoma.

mit starren Haaren besetzte Stummel (Taf. 7 Fig. 2). Da sich überdies vom Gehirne, besonders deutlich bei jungen Thieren, zwei Nerven bis zur Hautgrube verfolgen lassen, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass wir in diesen retractilen oder umlegbaren Stummeln mangelhaft ausgebildete Antennen vor uns haben. Dass diese Antennen retractil und mangelhaft ausgebildet sind, erscheint verständlich, wenn man bedenkt, dass das vordere Körperende unseres Parasiten dauernd in inniger Berührung mit seinem Wirthe, dem Aale steht, dass also für ausgiebige receptorische Anhänge dieser Körperregion jeder Wirkungskreis fehlt. Auffallend ist nur die Zweizahl; denn, wo immer bei Polychäten mediane Antennen zur Aus-

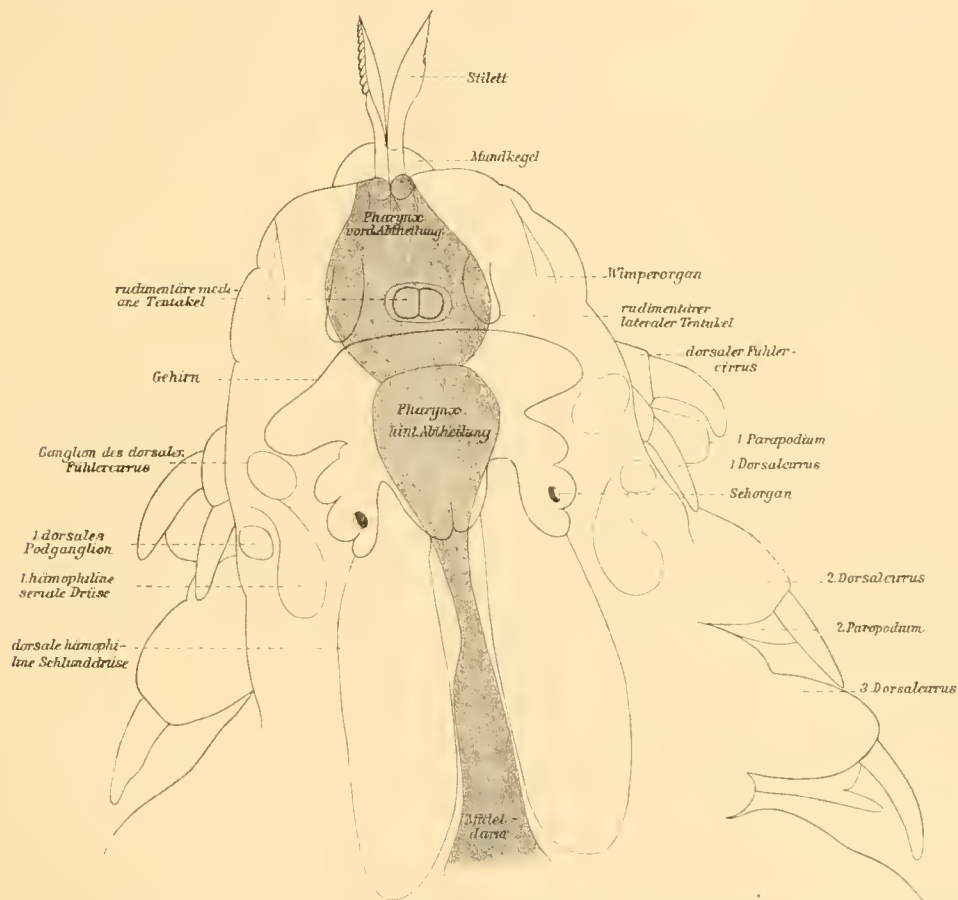


Fig. 3. Vordertheil eines ausgewachsenen Thieres mit fast ganz vorgestrecktem Mundkegel in Pronation, besonders zur Demonstration der dorsalen Kopfanhänge. Hauptorgane in Umrissen angedeutet, Pharynx und Darm schattirt. Nach einem fixirten Präparate. 320/1.

bildung gelangt sind, da treten sie unpaar auf. Werden etwa die unpaaren medianen Antennen der Anneliden paarig angelegt, und haben wir es in Folge dessen in unserem Falle mit Organen zu thun, deren mangelhafte Ausbildung auf gehemmter Ontogenese beruht, also mit rudimentären\*) Organen, oder liegen verschmolzene, laterale Antennen vor, welche in zurückgebildetem Zustande recapitulirt werden, also reliquiäre\*) Organe? Was diese Frage nahe

\*) In der obigen Auseinandersetzung über die »mangelhaft ausgebildeten« Organe des Prostomiums von *Ich.*



legt, ist die Thatsache, dass das Prostonium unseres Parasiten noch 2 Paar in viel höherem Grade »mangelhaft ausgebildete« Anhänge besitzt, deren Beschaffenheit bestimmt erkennen lässt, dass sie in ihrer Entwicklung gehemmt wurden, also rudimentäre Organe im wahren Sinne dieses Wortes sind. An günstigen Präparaten nämlich lässt sich, ebenfalls unmittelbar vor dem Gehirne, jederseits neben den Median-Tentakeln, eine elliptische, lediglich aus Zellen bestehende Hautverdickung erkennen, welche ihrer Lage und Beschaffenheit nach nichts Anderes sein kann, als die nicht zur Ausbildung gelangte Anlage lateraler Antennen (vergl. Textfigur 3). Und ein ganz ähnliches Paar solcher lediglich aus Zellen bestehender Hautverdickungen findet sich auch auf der ventralen Fläche des Prostoniums, Verdickungen, welche bei retrahirtem Mundkegel an den ventralen Rand des Saugnapfes, also der ursprünglichen Mundöffnung, zu liegen kommen (vergl. Textfigur 4 und 5) und sich dadurch als nicht zur Ausbildung gelangte Anlagen von Palpen documentiren. Ebenfalls in ihrer Entwicklung gehemmt und dauernd functionsunfähig sind endlich die etwas vor und seitlich von den lateralen Tentakeln gelegenen Wimperorgane, welche zwar noch ihren Muskel ausbilden, aber nicht mehr mit der Aussenwelt communiciren (vergl. Textfigur 3 und 4; Ausführlicheres siehe im Abschnitt Sinnesorgane).

Wenn auch im strengen Sinne nicht zum Prostonium gehörig, so muss doch im Anschlusse daran auch der Fühlercirren gedacht werden, weil sie in der Beschreibung des aus typischen Segmenten aufgebauten Somas keinen Platz fänden. *Ich.* hat jederseits Ein Paar Fühlercirren (vergl. Textfiguren 3—5), welche in der Regel so übereinander liegen, dass der ventrale allein in der Supination und der dorsale allein in der Pronation zu Gesicht kommt. Diese Cirren haben eine sehr kurze, verbreiterte Basis und ragen nur wenig über das 1. Podium hinaus, welchem sie hart anliegen. Distal sind sie ebenso wie die Mediantentakel und die podialen Cirren mit starren Sinneshaaren besetzt, worüber Ausführlicheres im Abschnitt Sinnesorgane zu finden ist.

Der Nachweis rudimentärer Antennen und Palpen ist nicht nur von allgemeinem Interesse, indem er zeigt, wie die parasitische Lebensweise von *Ich.* rückbildend oder besser hemmend

---

wurde mir der Mangel scharfer Termini technici für die Unterscheidung der 2 Kategorien des »mangelhaft Ausgebildeten«, nämlich, ob auf Rückbildung, oder ob auf unvollständiger Ausbildung beruhend, so recht fühlbar. In Deutschland braucht man, etymologisch unrichtig, »rudimentär« für das »Rückgebildete«; in England dagegen braucht man es in seinem Sinne richtig für das »unvollständig Ausgebildete«; in beiden Ländern aber fehlen allgemein adoptirte Termini für die entsprechenden Gegensätze. Ich schlage nun als Ausweg aus dieser Nothlage vor, für die unvollständig ausgebildeten Organe allgemein das Wort rudimentär, und für die rückgebildeten das Wort reliquiär zu brauchen. Als Substantivum ergibt sich gegenüber dem Rudimentum das Reliquum. Reliquum wird sich vorwiegend auf Phylogenetisches, Rudimentum vorwiegend auf Ontogenetisches zu beziehen haben. Der neu gebildete Ausdruck reliquiär wird sich hoffentlich um so leichter einbürgern, als ja sowohl in den germanischen als auch in den romanischen Sprachen schon verschiedene dem lateinischen »reliquiae« entstammende Wortbildungen im Gebrauche sind. Eine Schwierigkeit bei dieser Unterscheidung könnte nur da entstehen, wo das unvollständig Ausgebildete (Rudimentäre) in volle Function tritt, wie bei gewissen Larvenorganen (so der dipharyngeäre Vorderdarm von *Ich.*, vergl. Abschnitt Darmkanal Kapitel Pharynx); dann aber tritt das ein, was bereits durch den Terminus Neotenie und neotenisch hinlänglich gekennzeichnet ist.



auf seine Receptoren gewirkt hat, sondern auch von systematischem, indem er in entscheidender Weise dazu beiträgt, die Verwandtschaft unseres Parasiten festzustellen. Wie sich

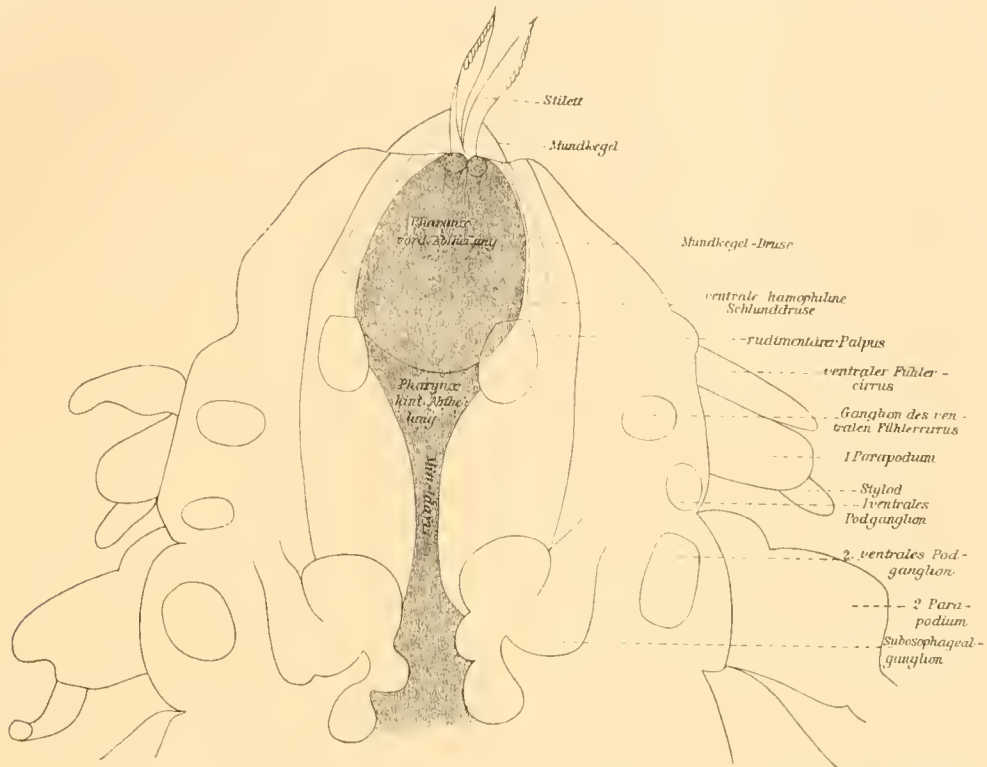


Fig. 4. Vordertheil eines ausgewachsenen Thieres mit fast ganz vorgestrecktem Mundkegel in Supination, besonders zur Demonstration der ventralen Kopfanhänge. Hauptorgane in Umrissen angedeutet, Pharynx und Darm schattirt. Nach einem fixirten Präparate. 320/1.

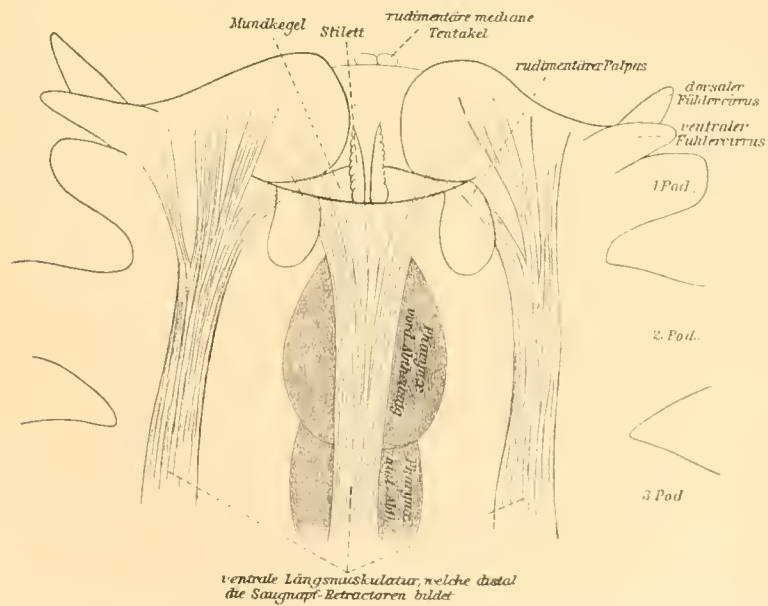


Fig. 5. Vordertheil eines ausgewachsenen Thieres mit eingezogenem Mundkegel (Saugnapfbildung), besonders zur Demonstration der rudimentären Palpen. Nach einem fixirten Präparate. 250/1.

aus der nachfolgenden anatomischen Bearbeitung ergeben wird, spricht das Verhalten der meisten Organsysteme dafür, dass die Antennnaten von *Ich.* bei den Syllideen zu suchen sind, und in eben solchem Sinne spricht das Verhalten seines Prostomiums resp. seiner Anhänge. Wenn nämlich die seitlichen Antennen und Palpen zur Ausbildung gelangen und die Anlagen der medianen Antennen verschmelzen würden, so hätte *Ich.* 1 Paar seitlicher Antennen, 1 mediane Antenne und 1 Paar Palpen, das heisst genau diejenigen prostomialen Anhänge, welche für die Syllideen charakteristisch sind.

Zur Erleichterung des Verständnisses der nachfolgenden Abschnitte, wo ja nothgedrungen nur je Ein Organsystem für sich zur Beschreibung gelangen kann, will ich noch kurz derjenigen im Bereiche des Prostomiums gelegenen oder endenden Organe gedenken, welche noch keine Erwähnung gefunden haben.

Unter dem Gehirne, mit dem cuticularen Mundkegel durch die Pharynxscheide verbunden, liegt der zweitheilige, retractile Pharynx (vergl. Textfigur 3—5) mit seinen beiden Stiletten, welche zum Anstechen des Aales dienen. Diese mit Gelenken und Gelenkband versehenen Stilette werden, sobald sie in die Aalhaut eingedrungen sind, zur sogenannten Stilett-scheere verbunden, und können als solche die für das Blutsaugen erforderlichen Wunden im Gewebe des Wirthes reissen (Taf. 1 Fig. 12 und Taf. 3 Fig. 7—19). Seitlich dorsal und ventral vom Pharynx liegen die mächtigen hämophilinen dorsalen und ventralen Schlunddrüsen (vergl. Textfigur 3 und 4), deren Secret dazu dient, das vom Parasiten gesogene Aalblut uncoagulirbar zu machen. Diese Drüsen münden unmittelbar neben dem Mundkegel. Ebenda mündet ventral ein winziges Drüsenpaar, dessen Aufgabe darin besteht, für den cuticularen Mundkegel das Secret zu liefern, daher sein Name Mundkegel-Drüse (vergl. Textfigur 4). Weiter zurück, im Bereiche des 1. Segments, mündet jederseits, ventral am Parapodium, eine in ihrer Structur vollkommen mit den hämophilinen Schlunddrüsen übereinstimmende, aber einer ganz anderen Drüsen-Kategorie angehörende Drüse, die sogenannte hämophile serielle Drüse (vergl. Textfigur 3). Von den in allen Segmenten vorhandenen serialen Drüsen gelangt in der Regel nur dieses 1. Paar zu vollständiger Ausbildung und Function. Endlich ist noch des im 2. Segmente ventral gelegenen Subösophagealganglions sowie der Ganglien der Fühlereirren zu gedenken (vergl. Textfigur 3 und 4).

### c. Das Pygidium.

Im Gegensatze zu dem so vielfach rudimentär sich erweisenden Prostomium bietet das Pygidium von *Ich.* ein durchaus normales Ansehen dar. Es schliesst in Form einer Kappe das verjüngte Körperende rundlich ab und wird caudal, etwas ventral von der Principalachse, vom After durchbrochen (vergl. Textfigur 6 und 7). In der Pronation erscheint sein freier Rand nicht glatt, sondern derart eingebuchtet, dass ungefähr 8 halbmondförmige Vorsprünge ent-

stehen, deren jeder mit einer Anzahl  $25\ \mu$  langer Cilien besetzt ist, durch welche eine kräftige Strömung im Afterbereich erzeugt wird. In der Supination, wo allein der After zu Gesicht kommt, stellt sich der freie Pygidium-Rand durchaus glatt dar. In dieser Körperlage kann man sich auch davon überzeugen, dass die beiden Urite (Schwanz-Anhänge), welche *Ich.* in sehr ansehnlicher Ausbildung aufweist, von der Bauchwand des Pygidiums entspringen. Die Form dieser von einem centralen Hohlraum für die Nerven und Rezeptoren (vergl Abschnitt Sinnesorgane) durchsetzten Anhänge ist die von Cylindern, welche erst nahe ihrem distalen Ende sich conisch zu verjüngen pflegen. Ihre Länge schwankt zwischen  $120\text{--}200\ \mu$ , ihre Breite an der Basis zwischen  $20\text{--}30\ \mu$  und nahe der Spitze zwischen  $10\text{--}20\ \mu$ . Die

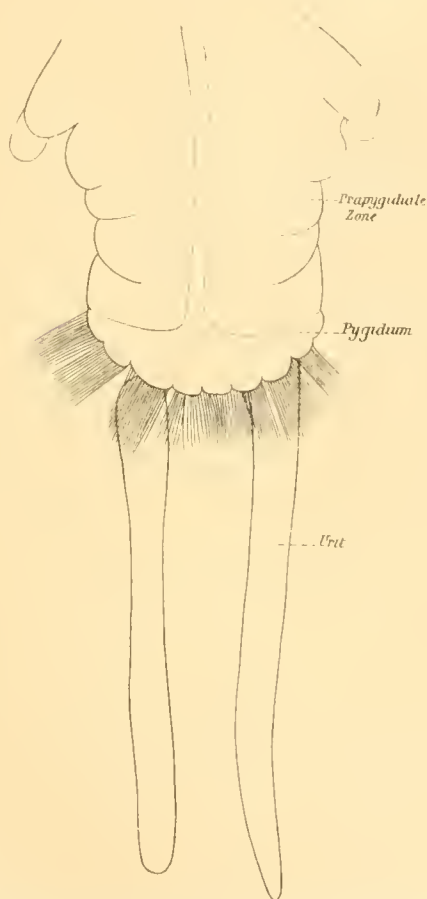


Fig. 6. Pygidium, Urite und präpygidiale Zone eines erwachsenen Thieres in Pronation. 330/1.

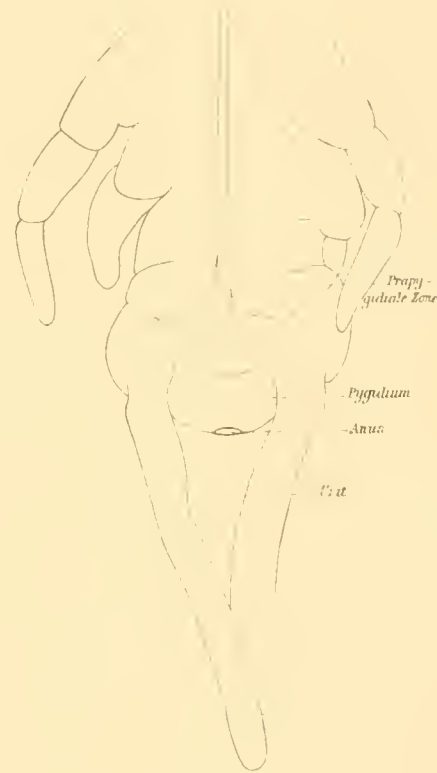


Fig. 7. Pygidium, Urite und präpygidiale Zone eines erwachsenen Thieres in Supination. 330/1.

Differenzen dieser Maasse beruhen nicht so sehr auf der Verschiedenheit der Altersstufen, als vielmehr auf der Verschiedenheit der Regenerationsstufen, indem eben häufig nicht ursprüngliche, sondern in Regeneration befindliche Pygidia vorliegen.

Zwischen dem Pygidium und dem letzten ausgebildeten Segmente des Somas findet sich bei *Ich.* so wie bei den meisten Anneliden eine Zone nachwachsender Segmente, welche je mehr caudad, um so unvollkommener ausgebildet sind; es ist die Zone des sogenannten nach-

wachsenden Schwanzendes, für, welche ich den Terminus präpygidiale Zone vorschlage. Je nachdem wir dann weiter ein ursprüngliches Körperende, welches fortwächst, oder ein neugebildetes, welches das abgeworfene ursprüngliche Körperende regeneriert, vor uns haben, ist zwischen einer präpygidialen Wachstumszone und einer präpygidialen Regenerationszone zu unterscheiden. So lange als der Gegensatz zwischen Regenerat und Vorderkörper noch in die Erscheinung tritt, lässt sich natürlich auch leicht erkennen, ob wir die eine oder die andere der unterschiedenen Wachstumszonen vor uns haben; in dem Grade aber, als durch das Regenerat der Defect ersetzt worden ist, wird auch eine solche Unterscheidung immer schwieriger.

#### d. Das typische Segment.

Ausschlaggebend für den Habitus des typischen Segments sind, wie schon hervorgehoben wurde, in erster Linie seine so voluminösen Anhänge, nämlich das Parapodium, das Chätopodium, der Dorsalcirrus und der Ventralcirrus, für deren Gesamtheit ich den Terminus Podium vorschlage (vergl. Abschnitt Podien). Das so beträchtliche Volum dieser Anhänge wird aber seinerseits wieder verursacht durch die bedeutende Oberflächenvermehrung des Mitteldarmes, welcher in alle Componenten des Podiums Divertikel entsendet. Die grösste Länge von allen podialen Anhängen erreicht der Dorsalcirrus, welchem distal ein fühlerähnlicher, mit Sinneshaaren besetzter und die Nervenendigung einschliessender Anhang, das Stylod<sup>\*)</sup>, aufsitzt. Dorsal vom Darmdivertikel liegt im Dorsalcirrus seine Borste, ventral der mit den dorsalen Podganglien in Verbindung stehende Nerv, welcher gemeinsam mit den Nerven des Ventralcirrus zum ventralen Podganglion und von da zum Bauchstrangganglion zieht. Nicht so lang, aber dafür viel umfangreicher ist das ebenfalls mit einem Stylod ausgerüstete Parapodium, dessen mächtiges Darmdivertikel dreigetheilt ist. Der übrige Theil der Parapodhöhle wird von dem aus 2 gesonderten Borstendrüsen bestehenden Chätopodium und der Acicula eingenommen. Da wo die Parapodhöhle in das Cölom des eigentlichen Segments übergeht, in der sogenannten Parapod-Vorhöhle, hat die in der Regel unausgebildete hämophile serielle Drüse ihre Lage, und der ventralen Parapodwandung entlang verläuft der im Stylod beginnende Nerv mit dem lateralen Podganglion. Der

<sup>\*)</sup> Der von PRUVOT und RACOVITZA (95, p. 341) geschaffene Terminus »Stylod« scheint mir für die fühlerähnlichen, receptorischen Anhänge der diversen Pod-Componenten sehr passend, weshalb ich ihn acceptire. Nicht zu folgen vermag ich dagegen diesen Autoren, wenn sie die Termini für die Träger der Stylode durch das (dem Namen des Gesammtorgans angehängte) Suffix »phore« bilden, z. B. Cirrophore für den basalen Theil des Dorsalcirrus. Denn der Cirrus kann doch nicht sein eigener Träger sein! Stylophor müsste es wohl heissen, was aber deshalb nicht angeht, weil dann das, was die verschiedenen Träger der Stylode unterscheiden soll, unausgedrückt bliebe. Aber ich halte dafür, dass wir für die Fälle, wo der Cirrus etc. ohne Stylod hervorgehoben werden soll, mit dem bisher gebräuchlichen Ausdruck »Basis« auskommen können.



mützenförmige, zwar verjüngt endende, aber eines gesonderten Stylods entbehrende Ventralcirrus endlich enthält ausser seinem Darmdivertikel noch verschiedene andere Organe. Vor allem verläuft in ihm und mündet an seiner Spitze die in die Parapod-Vorhöhle hinein ragende Spinndrüse, deren Secret zum Ankleben des Parasiten auf seiner Unterlage dient. Sodann durchzieht ihn und mündet an der Basis seiner Spitze der Ausfuhrkanal des in das Cölon des vorhergehenden Segments hineinragenden Nephridiums. Und endlich verläuft noch nahe seiner ventralen Fläche ein distal in eigenthümliche Receptoren und proximal in das ventrale Podganglion übergehender Nerv. Die eigentliche Segmenthöhle wird vorwiegend vom Mitteldarme eingenommen, welcher sich jederseits in eine Tasche ausbuchtet, von der erst die podialen Darmdivertikel abgehen. An den Segmentgrenzen erleidet der Darm mittelst der Wirkung

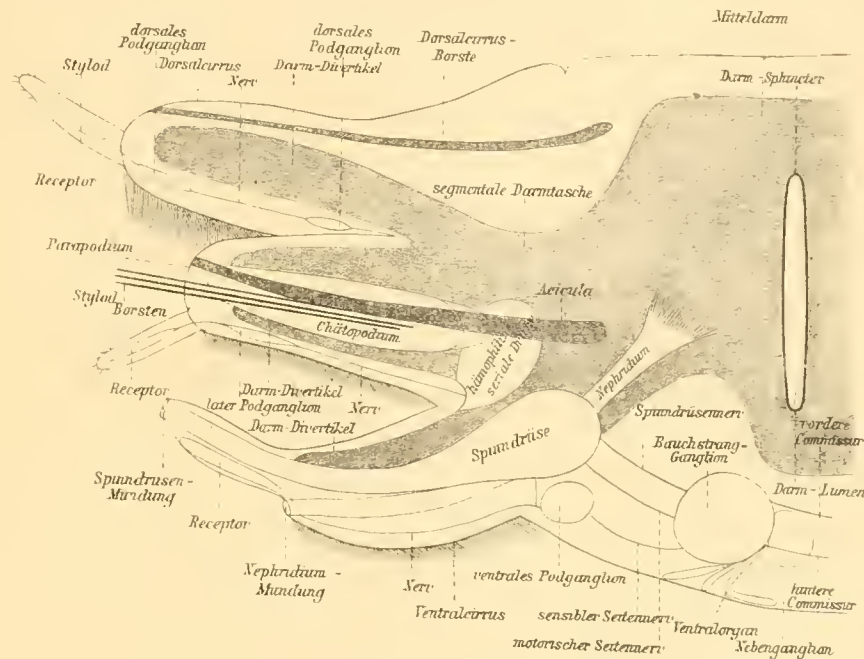


Fig. 8. Auf einen Querschnitt projieirtes Schema sämtlicher Organe eines typischen Segmentes in dorso-ventraler Aufeinanderfolge, mit Ausnahme der Stammes- und Podiummuskeln. Darm nebst Taschen und Divertikeln schattirt.

eines kräftigen septalen Sphincters eine starke Einschnürung, welche bis zum Verschlusse des Darmlumens führen kann. Diese Sphincter sind auch bei der bei unseren Tieren häufig vorkommenden Autotomie sehr wirksam. Ventral vom Darne liegen die Ganglien und Connective des Bauchstranges in Form einer Strickleiter, dem Hautmuskelschlauch innig angelagert. Ausser dem typischen Ganglienpaar sind in jedem Segmente noch 1 Paar kleinerer Ganglien, die sogenannten Nebenganglien vorhanden, welche ausschliesslich sensorischer Natur sind. Die Hauptganglien sind in jedem Segmente durch eine vordere und hintere Commissur verbunden. Peripher entsenden sie jederseits 3 Seitennerven, nämlich einen vorderen zu der Spinndrüse, einen mittleren, motorischen in das Parapodium und einen hinteren, sensiblen in das ventrale Podganglion. Ausserdem gehen direct von jedem Hauptganglion freie



Nervenendigungen zur Haut, Tango-Receptoren, welche ich morphologisch als Ventralorgane gekennzeichnet habe (vergl. die Abschnitte Nervensystem und Sinnesorgane). Bei geschlechtsreifen Thieren, insbesondere bei ♀ wird das Cölom der Segmente durch die grosse Menge der Geschlechtsproducte stark ausgedehnt. Die Wandungen des Hautmuskelschlauchs sind so dünn, dass die darunter gelegenen Organe durchscheinen. Abgesehen von der Schmächtigkeit der Epidermis wird dies hauptsächlich durch die flächenhafte Anordnung der Stammes-Muskulatur verursacht. Von dieser in unserem Schema nicht berücksichtigten Muskulatur ist diejenige der Ringfasern sehr wenig ausgebildet und überdies dadurch ausgezeichnet, dass sie aus dorsalen und ventralen Halbreifen besteht. Die Längsfasern bilden dorsal ungefähr 1 Dutzend Bündel, welche in gleichen Abständen voneinander continuirlich durch den grössten Theil des Somas ziehen; ihre im Bereiche der Dissepimente statthabende Verdünnung und Einbuchtung kann bei oberflächlicher Betrachtung eine segmentale Unterbrechung vortäuschen. Ventral sind die Bündel der Längsmuskulatur zu drei Strängen gruppiert, von denen einer in der Medianlinie und die beiden anderen lateral vom Bauchstrange verlaufen (vergl. Taf. 2 und 5 und Textfigur 5). Die rostralen Enden der Längsmuskulatur fungiren als Saugnapf-Retractoren. Da nun der Saugnapf (und Mundkegel) das Stoma repräsentirt und der Pharynx seine eigenen Retractoren hat, so folgt hieraus, wie weiterhin (vergl. Abschnitt Darmkanal p. 17 und 54) ausführlich begründet werden soll, die Bestätigung der von mir schon früher embryologisch festgestellten Thatsache der Unabhängigkeit von Stoma und Pharynx. Die in unserem Schema ebenfalls nicht berücksichtigte transversale Muskulatur ist bei *Ich.* nur zum Theil gut ausgebildet. Während nämlich die für die Configuration des Cöloms so charakteristischen, die sogenannten Nierenkammern von den Darmkammern abgrenzenden, perlaterad gerichteten Züge nur sehr schwach vertreten sind, bestehen umgekehrt die transversalen, den Dissepimenten entlang verlaufenden Züge aus sehr kräftigen Strängen (vergl. Taf. 2 Fig. 6), auf deren tonischer Contraction wohl, wie schon eingangs erwähnt, die während des Lebens andauernde dorso-ventrad gerichtete Abplattung unseres Parasiten beruht. Endlich konnte in unser Schema wegen ihrer grossen Complication auch die Muskulatur der Podien keine Aufnahme finden, weshalb ich auf den die Podien betreffenden Abschnitt sowie Taf. 5 verweise. Hier sei nur erwähnt, dass dort der Nachweis dafür geliefert ist, dass jeder Component des Podiums seine besondere Muskulatur besitzt. Die Cirren und die Stylode sind mit Hebern und Senkern ausgerüstet. Das Parapodium kann durch entsprechend angeordnete Stränge vorwärts und rückwärts gezogen, gehoben und gesenkt werden. Das Chätopodium ist derart versorgt, dass es durch besondere Protractoren und Retractoren der Acicula entlang vorgestreckt und zurückgezogen werden kann, und auch die Acicula hat ihre eigenen Protractoren und Retractoren, deren Aufgabe erstens darin besteht, den gleichnamigen Muskeln der Chätopodien antagonistisch entgegenzuwirken, und zweitens darin, die ausgestreckten Borstenfächer zu bewegen. Endlich ist auch ein besonderer Muskel für die fächerhafte Spreizung der Borsten, der sogenannte Borstenspreizer, vorhanden.

## 2. Die Haut.

Die Haut von *Ich.* hat eine sehr einfache Structur und eine sehr geringe Mächtigkeit; sie ist auch in Folge dessen ziemlich durchsichtig. Unser Parasit gleicht darin seinen nächsten Verwandten, den Syllideen. Was bei vielen anderen Anneliden die Epidermis zu so einem complicirten und ansehnlichen Organe macht, nämlich die Differenzirung des Zellenmaterials in Faden- oder Stützzellen einer- und in verschiedenartige Drüsenzellen andererseits, ferner die subepitheliale, aus Ausläufern dieser Zellen sowie aus nervösen Fortsätzen eines Ganglienzellenplexus bestehende Faserschicht, Alles das fehlt hier oder kann doch nur überaus schwach vertreten sein, für den Fall nämlich, dass es von mir übersehen worden sein sollte.

Im frischen Zustande erscheint die Haut zunächst als eine homogene, durchscheinende, viele gelbe Tröpfchen enthaltende Lage; weiterhin ändert sich aber mit einem Schlage das Bild dahin, dass ein ziemlich regelmässiges Wabenwerk auftritt: wir haben polygonale, verschieden grosse Alveolen vor uns mit matt erscheinendem Inhalte und stärker lichtbrechenden Wandungen. Obwohl diese Alveolen sehr an die gleichnamigen Gebilde gewisser anderer im frischen Zustande beobachteter Anneliden erinnern, so ist doch die Uebereinstimmung nur eine scheinbare; denn bei letzteren kommt das alveoläre Ansehen dadurch zu Stande, dass mehr oder weniger regelmässig vertheilte Drüsenzellen von Stütz- oder Fadenzellen eingerahmt werden; hier dagegen, wo letztere Zellencategorie fehlt, kann es sich nur um eine Differenzirung der Grenzschichten oder um eine Zwischensubstanz handeln.

An ganzen Thieren, welche nach Art der Schmitte gefärbt und durchsichtig gemacht worden sind, ergibt sich, dass die Epidermis weitaus am häufigsten aus einem regelmässig angeordneten Zellenepithel besteht, und zwar aus einem so regelmässigen, dass sich unschwer eine reihenförmige Anordnung der Zellen erkennen lässt (Taf. 2 Fig. 1). Daneben finden sich aber auch Thiere, wo in einzelnen Hautbezirken die Zellen nicht mehr enge aneinandersstossen, sondern theilweise durch sehr verschieden geformte Lücken getrennt erscheinen (Taf. 2 Fig. 2). Diese Zellen erhalten dadurch das Ansehen, als ob sie in Ausläufer endeten, welche miteinander verschmelzen. Auffallenderweise sind in vielen solcher Zellen auch die Kerne mit Ausläufern versehen. Ich bin mir nicht klar darüber geworden, ob wir in dieser Hautzellen-Modification die Fixirung eines physiologischen, oder aber die eines pathologischen (mit dem Todeskampfe des Thieres zusammenhängenden) Zustandes zu erblicken haben.

Aus den Längs- und Querschnitten auf Taf. 9 und 10 ergibt sich die Einfachheit und geringe Mächtigkeit der Epidermis, wogegen die Cuticula als eine im Verhältnisse hierzu kräftig ausgebildete Membran erscheint. Die bekannten Streifen oder Fasersysteme habe ich aber in dieser Cuticula nicht nachzuweisen vermocht.

---

### 3. Die Muskulatur des Stammes.

#### a. Die Ringmuskulatur.

Während die Ringmuskeln der meisten Anneliden ihrem Namen gemäss den Leib umspannende Reifen bilden, zerfallen sie bei *Ich.* in seitlich durch weite Lücken voneinander getrennte, dorsale und ventrale Halbreifen, welche weder ihrer Zahl, noch ihrer Lage nach einander entsprechen. Am zahlreichsten sind die Halbreifen der Rückenseite. Ich habe vom 5. Segmente ab, wo die Septen aufzutreten beginnen (die der Septen entbehrende Vorderregion zeigt ein etwas abweichendes Verhalten), deren 4 in jedem Segmente nachweisen können, ein Fund, der durch die benachbarte Parapodemuskulatur nicht wenig erschwert wurde. Als entscheidenden Factor für die Auseinanderhaltung der beiderlei Muskulaturen erwies sich deren Lagerung; es liegen nämlich die Ringmuskeln unmittelbar unter der Haut und über der Längsmuskulatur; die Parapodemuskeln dagegen liegen unter der Längsmuskulatur, also mit ihrer freien Fläche dem Cölom zugewandt. Von diesen 4 dorsalen Ringmuskeln sind nun der vorderste (No. 1) und der hinterste (No. 4) paarige (Taf. 5 Fig. 2 und 3 *RMd1* und *RMd4*) und die mittleren (No. 2 und 3) unpaare Gebilde (Taf. 5 Fig. 2 und 3 *RMd2* und *RMd3*). Die beiden Bänder von No. 1, des weitaus mächtigsten Paares, entspringen jederseits lateral, stark verbreitert, am vorderen Septum eines gegebenen Segments, um von da medio-caudad unter spitzwinkliger Kreuzung bis zur Basis der Parapodien zu verlaufen, wo sie, ebenfalls fächerförmig verbreitert, ungefähr in der Mitte der Segmentlänge ihren Ansatz finden. An ihrem Kreuzungspunkte entspringt ein Paar sehr dünner, sich nach kurzem Verlaufe ebenfalls kreuzender Muskeln, welche schief dorso-ventrad gerichtet sind und wahrscheinlich zur Fixirung jenes Punktes dienen. No. 2 ist ein einheitlicher dünnerer Strang, ein Halbreif, der aber nicht rechtwinklig zur Längsachse, sondern etwas frontad gebogen verläuft, so dass er jederseits an der vorderen Grenze der Parapod-Basis zu endigen kommt, wobei er über die hinteren Schenkel von No. 1 in spitzem Winkel hinwegzieht. Umgekehrt, aber in viel geringerem Grade, verläuft der im Uebrigen ähnliche Halbreif No. 3 etwas caudad gebogen, so dass er jederseits nahe an der hinteren Grenze der Parapod-Basis seinen Ansatz findet. Das Paar No. 4 endlich besteht ebenfalls aus dünnen Bändern, welche lateral an den hinteren Septen entspringen und im Gegensatze zu dem medio-caudalen Verlaufe von No. 1 eine medio-rostrale Richtung bis zur Kreuzung einhalten, um sodann, ziemlich rechtwinklig zur Längsachse, je nach entgegengesetzten Seiten bis zur Parapod-Basis zu verlaufen und sich da unmittelbar hinter No. 3 anzusetzen.

Viel weniger ausgebildet ist die ventrale Ringmuskulatur; denn sie ist in jedem Segmente auf 2 im Bereiche des hinteren Septums gelegene, schmale Bänder reducirt, welche



man kaum noch als Halbreifen bezeichnen kann, indem sie seitlich nicht einmal die Parapodbasen erreichen. (In Taf. 5 Fig. 6 *RMrI* wurde nur der vordere der beiden Muskeln gezeichnet, weil der hintere über dem ventralen Parapod-Rückwärtszieher verläuft und daher in der Zeichnung diesen verdeckt hätte.)

Das Verhalten dieser Ringmuskulatur ist in hohem Grade eigenthümlich. Die Spaltung in Halbreifen lässt sich zwar verstehen; denn die bei *Ich.* so hochentwickelten, sich nahezu über die ganze Länge und Höhe der Segmente erstreckenden Podien würden ja einem seitlichen Schlusse zu Ganzreifen im Wege stehen; auch für das rudimentäre Verhalten der ventralen Bänder lässt sich ein Motiv anführen: *Ich.* liegt nämlich in der Regel mit seiner Bauchfläche fest der Haut seines Wirthes angeschmiegt; aber die paarigen, gekreuzten Bänder No. 1 und 4 der Rückenseite, mit ihren septalen Insertionen, was haben sie zu bedenten? Nachdem ich einmal die grosse Neigung von *Ich.*, in seine Segmente zu zerfallen, sowie seine im nächsten Abschnitte zu beschreibenden Darmsphincteren (vergl. unten p. 49), das heisst die Fähigkeit zur Autotomie kennen gelernt hatte, konnte auch die fragliche Anordnung jener paarigen, gekreuzten, dorsalen Ringmuskeln nicht länger zweifelhaft bleiben: diese Anordnung steht nämlich im Dienste der Autotomie. Da oben bei der Beschreibung der septalen Insertionen dieser Ringmuskeln No. 1 und 4 vom rostro-caudad gerichteten Segmente auszugehen war, so mussten diese beiderlei Insertionen, eben in Bezug auf ein so gerichtetes Segment, auch als an je einem vorderen und je einem hinteren Septum erfolgend zum Ausdruck gebracht werden. Wenn wir nun aber, anstatt der Segmente, die Septen ins Auge fassen, so stellt sich das topographische Bild so dar, dass No. 4 je an der Vorderfläche und No. 1 je an der Hinterfläche eines gegebenen Septums inserirt sind (Taf. 5 Fig. 3). Die Functionsweise dieser Muskeln beim autotomischen Acte scheint mir aber folgende zu sein: die schräg von rechts hinten nach links vorn sowie von links hinten nach rechts vorn gerichteten Bänder von No. 1 einerseits, die schräg von rechts vorn nach links hinten sowie von links vorn nach rechts hinten gerichteten Bänder von No. 4 andererseits, reissen, sich kräftig contrahirend, zunächst an ihren septalen Insertionen, im Bereiche der Zwischenräume je zweier successiver Podien, wo die Körperwandungen am schwächsten sind, diese Wandungen ein, und von da erstreckt sich sodann, wahrscheinlich unter Bethheiligung der Längsmuskulatur, der Riss parallel dem Septum, in dessen Bereiche ja die Körperwandungen ebenfalls bedeutend verdünnt sind, auf den ganzen Umkreis des Segmentes. Da die Darmsphincteren als modificirte septale Muskeln ebenfalls auf der Höhe der Septen liegen (vergl. unten p. 50), so muss der an citirter Stelle beschriebene autotomische Zerfall ihrer Reife natürlich gleichzeitig mit dem Reissen von Haut und Längsmuskulatur etc. erfolgen, und in dieser Hinsicht ist es bezeichnend, dass die verbreiterten Enden der Sphincteren, durch deren Verkittung die Halbreifen zu Ganzreifen geschlossen werden, sowohl dorsal als ventral innig mit dem verdünnten Hautmuskelschlauch verbunden sind (Taf. 5 Fig. 3 und 6 *MDSph*). Wenn ich nun trotz der Einsicht, dass diese problematischen Muskelpaare No. 1 und 4 im Dienste der Autotomie stehen, dabei geblieben bin, sie als »Ringmuskeln« aufzuführen, so geschah das aus dem Grunde, weil sie

sich, ihrer Lage zwischen Haut und Längsmuskulatur, sowie ihrer Reihenfolge mit No. 2 und 3 gemäss, in morphologischem Sinne nicht anders, denn als (modificirte) Ringmuskeln auffassen lassen. In physiologischem Sinne können sie aber als autotomische Muskeln, oder kürzer als »Autotomuskeln« unterschieden werden.

Es wurde bereits oben erwähnt, dass im 1.—4. Segment, wo die Septen fehlen, das Verhalten der dorsalen Ringmuskulatur von dem des typischen Segments abweicht. Ein Blick auf unsere sorgfältig ausgeführte Camera-Zeichnung Taf. 5 Fig. 1 genügt, um einzusehen, welch schwierige Aufgabe es ist, in diesem Gewirre Parapod- und Ringmuskeln auseinanderzuhalten. Nur Parapod-Rückwärtszieher konnten in dieser Region mit Sicherheit als Parapodmuskeln erkannt werden (vergl. unten im Abschnitt Podien), weil sie, wenigstens seitlich, unter der (in der citirten Figur der Deutlichkeit halber nicht wiedergegebenen) Längsmuskulatur hinziehen. Nach Ausschluss dieser sowie der Cirrusheber bleiben als Ringmuskeln ungefähr 1 Dutzend Halbreifen und 4 gekrenzte Bänder, also 16 übrig, was mit der Vierzahl des typischen Segments übereinstimmt. Im 1., die Hauptmasse der oberen Schlundganglien beherbergenden Segmente sind nur zwei dünne Halbreife vorhanden. Wie alle Anhänge dieses zum Theil in das Flossengewebe des Wirthes eingebohrt zu liegen kommenden Segments, sind eben auch die Ringmuskeln stark rückgebildet. Auch im 2. Segmente lassen sich zwar bereits Anzeichen von Rückbildung erkennen; aber es sind doch neben Halbreifen auch gekrenzte Bänder vorhanden. Im 3. und 4. Segmente endlich treten alle Muskeln in ziemlich kräftiger Ausbildung auf. Während aber im typischen Segmente die beiderlei Ansätze der gekreuzten Bänder ebenso wie die der Halbreife auf das Segment beschränkt sind, dem sie zugehören, sehen wir sie im 3. Segment sich fast durch 2 solche erstrecken, indem das linke Band von der Hintergrenze des 2. linken bis nahe zur Vordergrenze des 4. rechten, und umgekehrt das rechte von der Hintergrenze des 2. rechten bis nahe der Vordergrenze des 4. linken Parapodiums reicht. In noch höherem Maasse macht sich solche Störung der Metamerie, wie ein Blick auf die citirte Figur zeigt, bei den Parapod-Rückwärtsziehern des 1. und 2. Parapods geltend, indem ihre beiderseitigen Ansätze 3 Segmente weit voneinander abgerückt sind. Liegt in diesem dysmetameren Verhalten speciell der Ringmuskeln, mit denen wir es ja hier allein zu thun haben, ein primärer Zustand vor? Die Frage ist zwar nicht leicht zu beantworten; gegen einen primären Zustand spricht indessen, dass zum typischen Segment auch ein Septum gehört, und dass man den Schwund der Septen in der vordersten Körperregion als lediglich durch die gesteigerte Ausbildung des Vorderdarms und seiner Adnexa hervorgerufen anzusehen pflegt. Wenn wir demgemäss das metamere Verhalten der hinteren Segmente als das ursprüngliche zu betrachten haben, aus dem sich das dysmetamere der vorderen im Anschlusse an das Eingehen der Septa erst herausgebildet hat, so ergibt sich weiter, dass mit dem Schwunde der Septa die Autotomuskeln ihre centripetalen (septalen) Ansätze verloren und nun centrifugal rostrad und caudad bis zur Region der davor, resp. dahinter gelegenen Parapodien auswuchsen, deren Basen für die neuen Ansätze die geeignetsten Punkte darboten.



## b. Die Längsmuskulatur.

Wie die Ringmuskulatur, so zeigt auch die Längsmuskulatur dorsal und ventral ein sehr verschiedenes Verhalten. Betrachten wir zunächst die dorsale. An einem durchsichtig gemachten, auf dem Bauche liegenden Thiere stellt sie sich, abgesehen von der vordersten Körperregion, in jedem Segmente in Form von 10—12 durch mehr oder wenige breite Zwischenräume getrennten Bändern dar, welche nahezu die ganze Rückenfläche bis zu den Parapodbasen einnehmen (Taf. 2 Fig. 3 und Taf. 5 Fig. 2 und 3). An den Segmentgrenzen enden diese gitterförmig nebeneinander gereihten Bänder rostrad und caudad sich verbreitend und durch die tief einschneidenden septalen Hautfurchen scheinbar ebenfalls voneinander getrennt. Scheinbar; denn verticale Längsschnitte lehren, dass unter den tiefen segmentalen Einschnürungen die betreffenden Bänder, wenn auch stark verdünnt, so doch continuirlich über die Septen hinwegziehen (Taf. 9 Fig. 2 *LMd*). Obgleich CLAPARÈDE (73, p. 50) diese Continuität schon vor 3 Jahrzehnten gegen QUATREFAGES in einer jeden Zweifel ausschliessenden Weise für die Anneliden vertreten hat, stellen einzelne Forscher die Sache doch immer wieder von Neuem in der unzutreffenden Weise von QUATREFAGES dar. Bei *Ich.* lässt sich übrigens an den 4 ersten, der Septen entbehrenden Segmenten die Continuität der Bänder ohne Weiteres auch bei der Flächenansicht erkennen, weil ja mit den Septen auch die segmentalen, scheinbar trennenden Hautfalten in Wegfall kommen. Wie im Bereiche eben dieser 4 ersten Segmente die bis dahin gitterförmig nebeneinander gereihten Bänder zu 4 durch weitere Zwischenräume getrennten Strängen zusammenrücken (Taf. 2 Fig. 8 *LMd*), welche unter wiederholtem Zerfalle im 1. und 2. Segmente durch vorgebildete Gewebsspalten unter das Gehirn dringen, um als dorsale Sanguapf-Retractoren (Taf. 2 Fig. 5 *SNRd*) zu fungiren, wird ausführlich im nächsten, dem Darmkanal gewidmeten Abschnitte (vergl. unten p. 22) dargestellt werden.

Im Gegensatz zur dorsalen tritt die ventrale Längsmuskulatur dem ganzen Körper entlang zu 3 Strängen gruppiert auf (Taf. 5 Fig. 4—6 *LMe*), und zwar zu einem medianen und 2 seitlichen, deren jeder aus 3—4 Bändern besteht, so dass die Gesamtzahl dieser der dorsalen entspricht. Das Variiren der Gesamtzahl beruht darauf, dass die Bänder stellenweise verschmelzen oder sich spalten. Die Lücken zwischen medianen und seitlichen Strängen werden von den Ganglien des Bauchstranges eingenommen. Auch hier entsteht vom 4. Segment ab, mit dem Auftreten der Septen, der Schein, als ob die Bänder metamer gegliedert seien, und auch hier ist es leicht sich vom Gegentheil zu überzeugen, indem in der vordersten der Septen entbehrenden Körperregion die Stränge ebenso wie dorsal schon in der Flächenansicht ihre Continuität manifestiren. Dass endlich auch die ventralen Stränge rostrad in ihre Bänder zerfallen, um die ventralen Sanguapfretractoren zu liefern (Taf. 2 Fig. 10 bis 13 *SNRe*), wird ebenfalls ausführlich im nächsten Abschnitte p. 22 beschrieben werden.

Wenn man die Längsmuskulatur, sei es vom Rücken, sei es vom Bauche aus, in der Flächenansicht betrachtet, so entsteht der Eindruck, als ob sie bei unserem Parasiten besonders kräftig ausgebildet sei. Dieser Eindruck ist aber ein trügerischer, lediglich durch die flächenhafte Nebeneinanderordnung der einzelnen Bänder hervorgerufen. Genügt es doch, einen Querschnitt ins Auge zu fassen, um sich vom Gegentheil zu überzeugen; denn diese Muskulatur hat eben gar keine Tiefenentwicklung, so dass sie gegenüber den Massen des Darmes, der Genitalorgane u. s. w. nahezu verschwindet (Taf. 10 Fig. 1 *LMd* und *LMr*). Solche Querschnitte zeigen auch, dass das glatt bandförmige Ansehen des Flächenbildes nicht ganz der wahren Configuration entspricht; denn was wir bisher Bänder genannt haben, stellt sich im Querschnitte bald rundlich, bald vieleckig, bald in Ausläufer zerschlitzt dar (Taf. 2 Fig. 5A—5C). Am häufigsten sind mehr oder weniger langgestreckte Ovale mit einer centralen körnigen Masse und einem peripheren fibrillären Mantel contractiler Substanz. Es ist danach klar, dass die sogenannten Bänder Muskelbündel repräsentiren, welche, sei es central, sei es seitlich, noch einen Theil ihres nicht verbrauchten Plasmas einschliessen.

### c. Die transversale Muskulatur.

Transversale Muskeln sind nur auf der Höhe der Dissepimente gut ausgebildet. Es kommen da, abgesehen von den senkrecht zur Längsachse gerichteten septalen, erstens solche Stränge in Betracht, welche medial von den Bauchganglien ungefähr in einem Winkel von  $45^\circ$  dorso-laterad durch die Vorhöhle der Podien zu den Podiumbasen hinziehen, zweitens 2 Stränge, welche in fast senkrechtem Verlaufe, sich kreuzend, zwischen den dorsalen und ventralen Wandungen der Vorhöhle des Podiums ausgespannt sind (Taf. 2 Fig. 6 *TM*). Die Contraction dieser Muskeln muss im Verein mit der der parallel verlaufenden septalen eine bedeutende Abplattung des Körpers zur Folge haben. Dass eine solche Contraction in der That, und zwar andauernd, wirksam ist, ergibt sich daraus, dass unser Parasit im lebenden Zustande nie anders als dorso-ventrad abgeplattet erscheint. Diejenigen transversalen Muskeln, welche in der Regel bei Anneliden die sogenannten Nierenkammern von den Darmkammern, den einzelnen Segmenten entlang, scheiden, sind bei *Ich.* nur wenig ausgebildet (Taf. 8 Fig. 14A bis 14C *TM*); ihre Rückbildung wurde wohl hauptsächlich durch die das Cölom in so hohem Grade beeinträchtigende Oberflächenvermehrung des Darmes (Divertikel), sowie durch die so hoch gesteigerte Production von Keimstoffen verursacht.

Über die Structur dieser verschiedenen Muskeln habe ich keine eingehenden Untersuchungen angestellt; denn sie bilden dafür kein geeignetes Object. Nur das sei hervorgehoben, dass alle Fasern fibrillären Aufbau, dagegen keine Querstreifung erkennen lassen.

### d. Allgemeine Bemerkungen.

Wenn wir die im Vorstehenden beschriebene Muskulatur mit derjenigen der meisten anderen Anneliden vergleichen, wo insbesondere die longitudinal gerichtete in Form so umfangreicher, tief in das Cölom hineinragender Massen aufzutreten pflegt, so muss man das Verhalten bei *Ich.* zum Mindesten als ein stark reducirtes bezeichnen. Eine Annelidengruppe jedoch bietet ähnliche Beispiele solcher Reduction dar, nämlich die auch sonst unserem Parasiten so nahe stehende Gruppe der Syllideen, und zwar speciell die Autolyteen, wenn auch nicht in gleichem Grade.

Eine andere höchst auffallende Erscheinung ist die Anordnung der longitudinalen Längsmuskulatur in Form gitterförmig nebeneinander gereihter Bündel, eine Anordnung, welche eher an *Sipunculus* als an Anneliden erinnert, wo ja diese Muskulatur in der Regel zu compacten Massen, nämlich zu 2 dorsalen und 2 ventralen, zusammengedrängt zu sein pflegt. Die Bündel der ventralen Längsmuskulatur sind zwar zu 3 Zügen zusammen gerückt; aber diese verlaufen ebenso flächenhaft wie die dorsalen Gitter. Jenes Zusammenrücken wird übrigens lediglich durch die hart bis an die Haut vorspringenden Bauchstrangganglien des Strickleiternnervensystems bedingt. Interessant ist nun, dass es auch Syllideen gibt, welche ventral 3 anstatt 2 Längsmuskelzüge aufweisen, und zwar nach MALAQUIN (93, p. 108) in besonders kräftiger Ausbildung *Autolytus*. Der überzählige mediane Zug verläuft allerdings hier, entsprechend den zu einem compacten Strange vereinigten zwei Bauchstranghälften, über und nicht zwischen den Hälften. Käme es aber bei *Ich.* zu einem ähnlich medianen Zusammenschluss des Strickleiternnervensystems, so würde der dazwischen liegende 3. Muskelzug derart cölomwärts verlagert, dass er mit MALAQUIN ebenso als »faisceau ventral sus-nervien« zu bezeichnen wäre, wie jener der Syllideen.

---

## 4. Darmkanal.

Die Lebensweise von *Ich.* hat in keinem Organsysteme so tief greifende Veränderungen hervorgerufen, wie in dem die Ernährung vermittelnden. Die Aufgaben, den Wirth anzustecken, sich an dessen angestochener Flosse festzuhalten und dessen Blut zu saugen, führten zur Ausbildung entsprechend eigenthümlicher, zum Theil höchst aggressiver Organtheile im Vorderdarme, und die sowohl quantitativ, als auch qualitativ so überaus günstigen, hierdurch



geschaffenen Ernährungsbedingungen des Parasiten hatten sodann ihrerseits wieder nicht minder beträchtliche Modificationen des der Verdauung und Assimilation dienenden Mitteldarmes zur Folge. Mit den Umwälzungen des Vorderdarmes gingen überdies solche der Kopfregion (des Prostomiums) einher; denn vornehmlich der Thatsache, dass sich diese Region des Parasiten innig der Flosse des Wirthes anschmiegt, ja sogar theilweise sich in diese einbohrt, ist die Rückbildung aller sensorischen Kopfanhänge zuzuschreiben. Was uns aber hier speciell angeht, das ist die Umwandlung des Stomas in Saugmund und Saugnapf. Wir haben demgemäss der Reihe nach zu schildern: das aus Saugnapf und Saugmund bestehende Stoma, den Pharynx, den Mitteldarm und den Hinterdarm. Was die getrennte Darstellung der Vorderdarm-Componenten betrifft, so habe ich schon in einer früheren entwicklungsgeschichtlichen Arbeit (98, p. 113) nachweisen können, dass dieser Darmtheil aus zwei durchaus getrennten Anlagen hervorgeht, nämlich aus den Stomatoblasten und aus den Oesophagoblasten, und habe im Einklange damit denjenigen Theil des Stomodäums, welcher die definitive Mundhöhle umfasst, als »Stoma« von dem örtlich nachfolgenden, aber zeitlich früher zur Anlage kommenden »Oesophagus« unterschieden. Zugleich wurde dort betont, dass die Ausdrücke Rüssel, Pharynx und Oesophagus, insofern als es sich dabei überhaupt um Gebilde stomodäaler Herkunft handelt, als Synonyme zu betrachten seien, indem je nachdem der vordere, ösophageale Abschnitt bewaffnet ist, oder nicht, die Ausdrücke Rüssel und Pharynx, oder Oesophagus gebraucht zu werden pflegen. In dem den Schluss bildenden Kapitel »Vergleichende Bemerkungen« werde ich aber zeigen, dass nicht nur diese embryologisch begründete anatomische Unabhängigkeit, sondern auch meine Erklärung ihres Zustandekommens (l. c. p. 127—139) durch das Verhalten des *Ich.*-Stomodäums in überraschender Weise bestätigt wird.

### a. Saugnapf und Mundkegel mit Saugmund = Stoma.

In dem die allgemeine Körperform schildernden Abschnitt (p. 3) mussten schon, um das sonst unverständliche Verhalten des Prostomiums zu erklären, vorgreifend einige Thatsachen aus diesem Kapitel mitgetheilt werden. Insbesondere wurde dort bereits hervorgehoben, dass das Vorderende von *Ich.* in zwei stark contrastirenden Zuständen aufzutreten pflegt, nämlich entweder conisch verjüngt, oder breit abgestumpft und zugleich ventral eingestülpt (Taf. 7 Fig. 1 und 3, Taf. 2 Fig. 9—13 und Textfigur 1 und 2). Weiter, dass der letztere Zustand, in welchem sich alle auf ihrem Wirth befestigten Parasiten befinden, durch die Saugnapfbildung entsteht, der erstere dagegen, welchen die meisten der aus den Flossen des Wirthes befreiten Parasiten darzubieten pflegen, umgekehrt dadurch, dass in Folge des heftigen, vom Gesamtkörper während der Befreiungsversuche bewerkstelligten Zuges der Träger des Saugmundes, der sogenannte Mundkegel unter Aufhebung der Saugnapfbildung hervorgezerrt wird. Sodann, dass wir bei Beurtheilung der morphologischen Verhältnisse nicht einseitig

Thiere mit solchen hervorgezerrten Mundkegeln, wo der auf einen cuticularen Spalt reducirte Saugmund rostral in der Principalachse liegt, der Betrachtung zu Grunde legen dürfen, sondern zugleich die, wo das Vorderende zum Behufe der Saugnapfbildung eingestülpt ist und der Mundkegel im Grunde dieser Einstülpung liegt, weil nur in diesem Zustande das Prostomium nachgewiesen werden konnte. Ich schloss die betreffende Auseinandersetzung mit dem Ergebnisse, dass die winzige Spalte im cuticularen Mundkegel, der heutige Saugmund, nur einen kleinen Theil des ursprünglichen Stomas \*) und zwar die caudale, mit dem Pharynx communicirende Stomamündung darstellt, dass der Haupttheil des ursprünglichen Stomas aber in der Bildung des Saugnapfes enthalten ist, und dass eben in dem Rande dieses Saugnapfes der bedeutend erweiterte ursprüngliche Mund oder die rostrale Stomamündung vorliegt. Nach diesen zur Orientirung bestimmten Vorbemerkungen will ich nun jeden der beiden Stoma-Componenten für sich der genaueren Untersuchung unterziehen und mit dem **Saugnapf** beginnen.

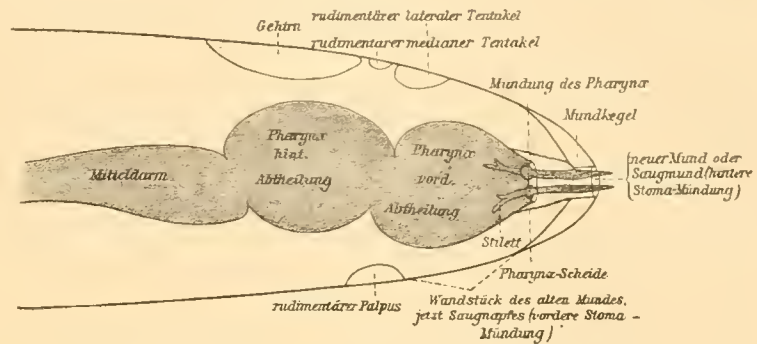


Fig. 1. Schema des Stomas bei protrahirtem Mundkegel.

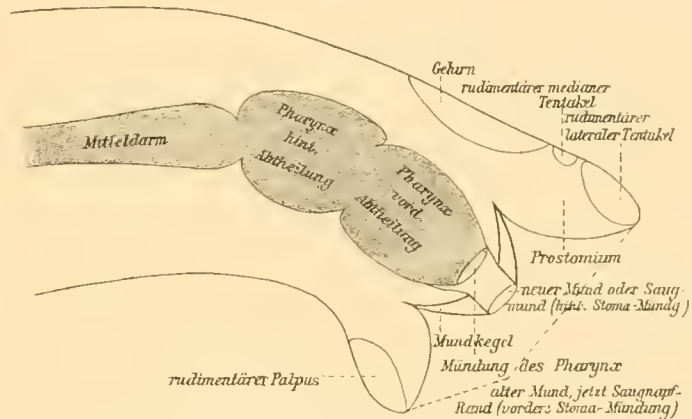


Fig. 2. Schema des Stomas bei retrahirtem Mundkegel (Saugnapfbildung).

Aus der Thatsache, dass bei den meisten Parasiten, welche sich aus den Flossen des Wirthes befreit haben, der Mundkegel so vollständig vorgezerrt wird, dass vom Saugnapf keine Spur mehr zu sehen bleibt, folgt schon mit Nothwendigkeit, dass dieser Saugnapf noch keine fixe Bildung darstellt. Und aus der weiteren Thatsache, dass einzelne solcher befreiten Thiere, sei es allmählich, sei es mit Einem Zuge, den Mundkegel wieder einzuziehen, das heisst, auch abgelöst vom Wirth den Saugnapf wieder herzustellen vermögen, folgt weiter,

\*) Abgesehen von der durch die Ergebnisse der Entwicklungsgeschichte aufgedrängten Nothwendigkeit eines besonderen Terminus für Mund und Mundhöhle, macht sich eine solche Nothwendigkeit auch hier angesichts des anatomischen Verhaltens geltend. Wie liesse sich sonst unter Zugrundelegung des vagen Begriffes »Mund« das oben geschilderte Verhalten von *Ich.* darlegen? wie könnte sonst insbesondere die caudale Stoma-Mündung, der heutige Saugmund, von der rostralen Stoma-Mündung, dem heutigen Saugnapftrand, unterschieden und das Unterschiedene präzise zum Ausdruck gebracht werden?



dass die Saugnapfbildung im Laufe der Existenz des Parasiten noch jederzeit nicht nur aufgehoben, sondern auch wieder hergestellt werden kann. Im Einklange damit, dass die befreiten Thiere in sehr verschiedenem Tempo und in sehr verschiedener Vollständigkeit ihre Mundkegel wieder einzuziehen pflegen, finden wir auch ihre Saugnäpfe in sehr verschiedenem Grade der Ausbildung (Taf. 2 Fig. 9—13); daher die so beträchtlichen Schwankungen hinsichtlich der Grösse und Form bei den präparirten Thieren, wogegen die normalen, in die Flosse des Wirthes eingebohrten ihre Saugnäpfe in der Regel in annähernd so vollkommener Ausbildung aufweisen, wie durch Fig. 9 und 10 demonstrirt wird. Es wurde bereits erwähnt, dass die Einstülpung auf der Bauchseite erfolgt, dass also der Saugnapf eine ventrale Lage hat, was um so auffallender erscheinen muss, als ja im ausgestreckten Zustande der Mundkegel durchaus rostral in der Principalachse gelegen ist. Aber jene Lage erklärt sich ohne Weiteres, wenn man bedenkt, dass dorsal im Prostomium und 1. Körpersegmente, also gerade in der Region der Saugnapfbildung, die Ganglien des Gehirnes vorspringen und jeglicher Einstülpung im Wege stehen würden. Dass dies in der That das Hauptmotiv für die ventrale Lage gebildet hat, erhellt auch aus der Art des Zustandekommens des Saugnapfes, resp. aus der Anordnung der Saugnapf-Retractoren. Wenn wir ein Thier mit ausgestrecktem, oder besser noch ein solches mit nur wenig eingezogenem Mundkegel von der Bauchseite aus betrachten, so sehen wir, dass die 3 grossen, den ganzen Körper durchziehenden ventralen Längsmuskelstränge im Bereiche des 1. Segments je in mehrere Äste zerfallen, die sich in verschiedener Höhe in der den Mundkegel ventral umgebenden Zone ansetzen (Taf. 2 Fig. 10—13 *SNRc*). An den seitlichen Strängen lassen sich 4 solcher Äste erkennen, von denen der lateralste bis zur Höhe der Fühlereirren herauf, der medialste dagegen nahe zur Medianlinie herabgerückt verläuft. An dem mittleren Längsstrange ist es nur zu einer Dreitheilung gekommen, indem sich die Mehrzahl seiner Fasern der Medianlinie entlang bis zum Rande des Mundkegels fortsetzt, und nur die lateralen Bündel sich links und rechts abzweigen, wobei sie die medialen Äste der seitlichen Stränge in verschieden spitzen Winkeln schneiden. Ausser diesen von den 3 Längssträngen der Stammesmuskulatur gelieferten Retractoren existirt nun aber auf der Bauchseite noch Ein Paar von dieser Muskulatur durchaus unabhängiger (Taf. 2 Fig. 10, 12 und 13 *SNRI*). Diese entspringen jederseits ventro-lateral im 2. Segment und ziehen rostro-medial zum Mundkegel, in dessen Bereiche sie sich inseriren. Hierbei schneiden sie die (in der Supination) über ihnen gelegenen Äste der seitlich-ventralen Retractoren in Winkeln von ungefähr 45°. Mit Hilfe der Figuren wird man sich zwar leicht davon überzeugen, dass die gleichzeitige Contraction der im Vorhergehenden beschriebenen, distal fächerförmig ausstrahlenden Muskeln zu einer Einstülpung der ventralen und seitlichen Kopfregion führen muss, dass aber zur Herstellung eines vollkommenen Saugnapfes diese Muskulatur allein nicht ausreicht, sondern hierzu noch vom Rücken her zur Wirkung gelangende Stränge kommen müssen, und diese fehlen denn auch nicht. Verfolgt man nämlich die vom 4. Segmente an zu 4 Strängen zusammenrückende Längsmuskulatur des Rückens (vergl. Abschnitt Muskulatur p. 17) bis zur Kopfregion, so sieht

man auch hier insbesondere die seitlichen Stränge bereits auf der hinteren Grenze des 2. Segments in 4 Äste zerfallen und scheinbar im Bereiche des Gehirnes endigen (Taf. 2 Fig. 8 *SNRd*). Nur scheinbar; denn gute Präparate zeigen, dass die betreffenden Muskeln hier blos umbiegen, um durch scharf umschriebene Gewebsspalten unter das Gehirn zu gelangen. Die geräumigsten und daher auffallendsten Spalten befinden sich zwischen den medianen und lateralen Gehirnlappen. Durch sie ziehen in compacten Bündeln die mittleren 2 Längsstränge und von den seitlichen viergetheilten Strängen der laterale und mediale Ast. (Man beachte, wie zu diesem Behufe der laterale Ast scharf in nahezu rechtem Winkel umbiegt und dabei unter den mittleren Ästen hinzieht!) Ein Paar viel kleinerer Spalten befindet sich links und rechts neben dem Gehirn, und durch sie zieht von den 2 mittleren Ästen (der seitlichen Stränge) der äussere, wogegen der innere hart neben dem seitlich-hinteren Gehirnlappen durch eine von mir nicht wahrgenommene Spalte in die Tiefe dringt. Auch in diesem Falle leuchtet ein, wie durch mehr oder weniger vollständige Contraction aller dieser Muskeln die unter und vor dem Gehirn gelegenen Hautpartien eingezogen werden und so zur Bildung der betreffenden Saugnapfabschnitte beitragen können. Zugleich erhellt aber, dass lediglich der eigenthümliche, durch das Gehirn verursachte Verlauf der dorsalen Muskulatur für die ventrale Lage des Saugnapfes entscheidend gewesen ist. Wenn nun auch ausschliesslich durch die Contraction der im Vorhergehenden geschilderten Muskeln der Saugnapf gebildet wird, so ist doch für das correcte Zustandekommen desselben, insbesondere für die Initialbewegung der Einstülpung, noch ein anderer Factor von Bedeutung, nämlich der, wie wir weiterhin sehen werden, mit mächtigen eigenen Retractoren ausgerüstete Pharynx (Taf. 3 Fig. 3 *PhRel* und *PhRm*), indem durch diese seine Retractoren zugleich der vermittelst der Pharynxscheide (Taf. 4 Fig. 13 und 14 *PhSch*) fest mit dem Pharynx verbundene Mundkegel, also das Centrum der Saugnapfregion, retrahirt werden kann. Dass aber die Wirkungssphären der beiderseitigen Retractorgruppen gleichwohl unabhängig voneinander sind, geht daraus hervor, dass bei Thieren mit ziemlich completen Saugnäpfen der Pharynx in sehr verschieden hohem Grade eingezogen sein kann. Für die Selbständigkeit der Wirkungssphäre der beiden Saugnapfretractoren-Gruppen spricht auch, dass jede derselben mit einem besonderen Ganglienzellenplexus ausgerüstet ist. Besonders reich die seitlich-ventralen Retractoren, wo die betreffenden Zellen, vielfach anastomosirend, gruppenweise zwischen den Muskelfasern zerstreut liegen (Taf. 5 Fig. 1 *Gn*). An den mittleren ventralen Retractoren habe ich nur Eine solche, aus 4 Zellen bestehende Gruppe nachweisen können, und zwar an der Stelle, wo sich die Scheidung des betreffenden Längsmuskelstranges in einen medianen und 2 laterale Äste vollzieht. Ob auch die dorsalen Saugnapfretractoren mit Ganglienzellen ausgerüstet sind, war wegen ihrer versteckten Lage nicht festzustellen.

Die Bedeutung des Saugnapfes liegt klar zu Tage. Zunächst trägt dieses Gebilde dazu bei, den Parasiten an der Flosse des Wirthes festzuhalten. Zwar ist abgesehen von dem durch das Secret der Spinnrüsen bewirkten Festhaften des Gesamtkörpers, wie wir weiterhin sehen werden, im extremen Fall für eine solche Befestigung schon ausgiebig durch die

Sperrstellung der Stilette, sowie durch deren Widerhaken gesorgt; aber durch das Vorhandensein des Saugnapfes werden eben diese Stilette vor Zerrungen bewahrt, welche die Hauptfunction der Stilette, nämlich die beim Sauggeschäfte, beeinträchtigen könnten. Sodann hat der Saugnapf (wie der Name sagt) einen wichtigen Antheil an eben diesem Sauggeschäfte, indem er zu dem hierfür unerlässlichen hermetischen Abschlusse der Mundregion beiträgt. Ich sage beiträgt, weil zu dem gleichen Zwecke noch eine andere Vorrichtung vorhanden ist. Das mit den Stiletten in der Flosse befestigte Thier bewirkt nämlich durch den vom Pharynx ausgeübten Zug eine kegelförmige Hervorwölbung der angestochenen Flossenpartie, und dieser Flossenkegel (Taf. 2 Fig. 12 und Taf. 3 Fig. 2 *FK*) passt genau in den Saugnapf. Weiter bildet sich auf der Kuppe des Flossenkegels durch Druck des Mundkegels eine Vertiefung (Taf. 3 Fig. 1 *FK*) und in diese wiederum passt genau der conische Mundkegel mit dem Saugmund. So wird, wie nebenstehendes Schema erläutert, schon ein zweifacher Abschluss

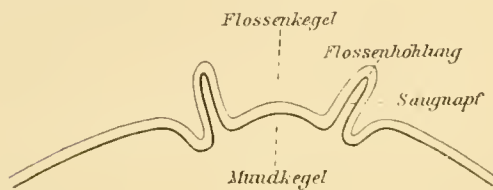


Fig. 9. Schema des dreifachen Verschlusses zwischen Flossenkegel und Mundkegel, Flossenkegel und Saugnapf, Saugnapf und Flossenhöhlung.

erreicht, indem 1. der Mundkegel in der Grube \*) des Flossenkegels steckt, und 2. dieser Flossenkegel vom Saugnapfe umfasst wird. Aber es kommt noch zu einem weiteren, zu einem 3. Abschlusse. Betrachtet man nämlich die Flossenpartie, auf der ein *Ich.* eingebohrt ist, auch nur mit einer starken Lupe, so kann man sich ohne Weiteres davon überzeugen, dass die ganze prostomiale Region des Parasiten in einer Vertiefung der Flosse eingebettet liegt, und eben diese Flossenhöhle ist es, welche, wie unser Schema zeigt, dadurch zum 3. Abschlusse führt, dass sie Flossen- und Mundkegel umfasst. Diese Höhe kommt, wie ich mich bei Gelegenheit meiner Studien über die Wiederbefestigung befreiter Parasiten durch die Beobachtung überzeugen konnte (s. unter »Biologisches und Physiologisches«), dadurch zu Stande, dass das betreffende Thier, nachdem es angestochen hat, sehr kräftige Stösse gegen das Flossengewebe ausführt. Nach 1 Stunde pflegt die Grube schon zu ihrer ganzen Tiefe ausgehöhlt zu sein.

Der zweite Stoma-Component, der die caudale Stoma-Mündung, den heutigen Saugmund umschliessende **Mundkegel**, stellt sich anatomisch lediglich als eine cuticuläre Bildung, nämlich als der bedeutend verdickte, conisch zulaufende Abschluss der äussersten Körperhüllen dar (Taf. 3 Fig. 13 *MK* und Taf. 4 Fig. 12 *MK*). Während sich aber im übrigen Körper unter dieser cuticulären Hülle continuirlich eine Zellenlage, die Epidermis, als Matrix nachweisen lässt, ist im Bereiche des Mundkegels weder basal (wo die mächtigen 4 Kopfdrüsen nach aussen münden), noch längs der Höhle des Saugmundes (in der die Stilette stecken) von einer solchen etwas wahrzunehmen. Diese so im Mundkegel culminirende

\*) Diese Grube kommt bei Thieren, welche Befreiungsversuche gemacht hatten, nur selten zu Gesicht, weil eben bei diesen Versuchen auch die Einstülpung des Flossenkegels hervorgezerrt wird.



cuticulare Verdickung spielt in der Existenz unserer Thiere eine grosse Rolle, und zwar beim Anstechen des Wirthes. Wird nämlich zu diesem Behufe der, wie wir weiterhin sehen werden, mit kräftigen Retractoren ausgerüstete Pharynx retrahirt, so wird zugleich der vermittelst der Pharynxscheide mit jenem verbundene Mundkegel zurückgezogen, und beim Nachlassen der Retractorwirkung ist es hauptsächlich die federnde Kraft seiner verdickten Cuticula, welche den Mundkegel wieder zum Hervorschnellen bringt. Auf der Spitze dieses Kegels liegt als kreisförmige, nur  $12\ \mu$  im Durchmesser aufweisende Öffnung der Saugmund (Taf. 2 Fig. 13 und 14 *SM*). In seiner Umgebung fällt ein ebenfalls kreisförmiger Fortsatz auf, der sich als continuirliche Verlängerung des Mundkegels erhebt und so die Basen der Stilettbacken umschliesst. Nur in seltenen Fällen kommt dieser ebenfalls cuticulare Fortsatz des Mundkegels glatt ausgestreckt zur Ansicht, indem er, sei es durch das Einbohren des Mundkegels, sei es durch das Einziehen und Ausstrecken der Stilette umgekrempelt oder in Falten gelegt wird (Taf. 3 Fig. 11, Taf. 4 Fig. 12 und 13 *MKF* oder *StBB*). Im frischen Zustande können diese Falten so zahlreich und fein sein, dass sie eine dem Mundkegel aufsitzende Faserreihe vortäuschen. Wir werden im nächsten Kapitel sehen, wie dieser Mundkegel-Fortsatz bei dem Functioniren der Stilette betheiligt ist, indem er als elastisches Band, ähnlich einem um die Scheerenbacken gestreiften Gummiband, die Excursionen der Stilett-scheere begrenzt und zugleich diese Scheere automatisch in die Ruhestellung zurückführt. Bei ihren Versuchen, sich von den abgeschnittenen Flossen zu befreien, gehen einzelne der gestörten Parasiten so heftig zu Werke, dass die Stilette von ihren Gelenken abreissen und im Flossenkegel stecken bleiben. Solche Thiere sind aber besonders geeignet, um sich über Form und Ausdehnung der Saugmund-Höhle zu orientiren (Taf. 2 Fig. 14 *SMH*). Man erkennt nämlich ohne Weiteres, dass die den Mundrand bildende Cuticula sich nach innen umschlägt und unter Beibehaltung des Mund-Durchmessers zur Basis des Mundkegels zieht, dass mit anderen Worten die Höhle des Saugmundes auf einen rundlichen, cuticularen Spalt im Mundkegel reducirt ist, auf einen Spalt, der bei normaler Stellung der Stilett-scheeren überdies zum grössten Theil von den Basen der Stilettbacken ausgefüllt wird. Der Mangel eines Epithels im ganzen Bereiche des Mundkegels legt die Frage nahe, wie und wo die so ansehnliche, zu jenem Kegel verwendete Cuticularmasse gebildet wurde, oder, für den Fall, dass auch embryonal für dessen Bildung ein Epithel vorhanden gewesen war, wie und wo für dessen Ersatz nach Verbrauch oder Häutung gesorgt wird. Lange bevor diese Frage überhaupt auftauchte, war mir schon zu beiden Seiten des Pharynx ein Paar winziger, keulenförmiger, ungefähr  $60\ \mu$  Länge und  $12\ \mu$  grösste Breite aufweisender, ventro-medial von den Ausführungsgängen der ventralen Schlunddrüsen gelegener Gebilde aufgefallen, über deren Bedeutung ich mir zunächst nicht klar zu werden vermocht hatte (Taf. 3 Fig. 11 und 13, Taf. 4 Fig. 12 *MKDr*). Die nähere Untersuchung ergab nun, dass diese Keulen einen Hohlraum einschliessen, dass sich dieser Hohlraum in ihre Stiele fortsetzt, und dass ihre Wandungen zahlreiche gelblich-bräunliche Kügelchen enthalten, kurz, dass wir es mit kleinen Drüsen zu thun haben. Die Stiele liessen sich in günstigen Fällen bis zur Basis des Mund-

kegels verfolgen, und ebenda wurde zuweilen das charakteristische gelbliche Secret ausgetreten beobachtet. Dafür, dass diese Drüsen zum Mundkegel Beziehungen haben, sprach auch die Thatsache, dass sie bei Retraction oder Protraction des Pharynx oder des Mundkegels diese Bewegungen mitmachten, noch mehr aber ihr Verhalten in Macerations-Präparaten. Durch längeres Maceriren in Seewasser oder kürzeres in Kalilauge erhält man nämlich Präparate, wo sich der ganze Mundkegel mit den Stiletten vom übrigen Körper abgelöst hat, und an solchen Präparaten pflegen auch die cuticularen Hüllen der fraglichen Drüsen als Anhängsel des Mundkegels erhalten zu bleiben (Taf. 3 Fig. 16 *MKDr*). Es scheint mir daher kaum einem Zweifel unterliegen zu können, dass diese Drüsen des Mundkegels winzige Spinndrüsen darstellen, welche, in Ermangelung einer eigenen ectodermalen Matrix, diesem Kegel das zu seiner Erhaltung nöthige Secret liefern.

## b. Der Pharynx.

Handelt es sich um die Untersuchung normaler Anneliden, so pflegen ein paar gute Übersichtspräparate und Schnitte zu genügen, um über das, was vom Pharynx zu sagen ist, sich klar zu werden; viel ist ja meist überhaupt nicht darüber zu sagen. Anders hier. Schon die Umwandlung der Stilette in ein scheeren- oder zangenartig fungirendes Werkzeug, in ein solches, welches in mannigfaltiger Weise vorgestreckt, zurückgezogen, geöffnet und geschlossen werden kann, hat eine schwer zu entwirrende Complication geschaffen; dazu kommt nun aber noch die weitere durch den Saugact bedingte, nämlich die Umwandlung des Pharynx in eine Saug- und Druckpumpe. Wenn man bedenkt, dass die vordere Abtheilung dieses Organs, an welcher sich hauptsächlich jene Umwandlungen vollzogen haben, nur etwa  $\frac{1}{10}$  mm Durchmesser aufweist, so wird man begreiflich finden, dass ich erst nach langer und mühevoller Untersuchung einigermaassen die Organisations- und Functionsverhältnisse zu verstehen begann. Einigermaassen — denn wiederholte, noch eingehendere Studien werden sicher weitere, mir unbekannt gebliebene Details insbesondere an dem so interessanten Miniaturgebilde der Stilettscheere oder Stilettzange an's Licht bringen. Doch wenden wir uns jetzt zu dem, was ermittelt werden konnte.

Wenn sich die Stilettscheere in der Ruhestellung befindet, so liegt die rundliche, von einem kräftigen cuticularen Ringe umsäumte Pharynx-Mündung dem Saugmunde dicht an (Taf. 3 Fig. 11 und 13, Taf. 4 Fig. 12 und 13), und dieser Abschluss wird noch durch die Stilettbacken vervollständigt, indem diese löffelförmig ausgehöhlten Theile nur central eine Communication zwischen Saugmund und Pharynx freilassen. Wird dagegen der Pharynx zurückgezogen, so entsteht, dank dem Vorhandensein einer dünnen, am distalen Abschnitte des Pharynx einer- und an der Basis des Mundkegels andererseits ausgespannten Membran, eine je nach dem ausgeübten Zug mehr oder weniger geräumige Höhle. Jene das Zustande-



kommen dieser Höhle erst ermöglichende Membran erinnert sowohl durch ihre Lage als auch durch ihre Beschaffenheit durchaus an die bei Anneliden mit ausstülpbarem Pharynx so verbreiteten Pharynxscheiden. Wir hätten es daher bei unserem Parasiten mit einer rudimentären Pharynxscheide zu thun (Taf. 4 Fig. 13 und 14 *PhSch*), mit einem Gebilde, welches bei vollkommener Ausbildung die Ausstülpung des Pharynx als Rüssel ermöglicht, so wie das heute noch bei weitaus den meisten Gattungen der *Ich.* am nächsten verwandten Familie, nämlich bei den Syllideen, geschieht. Im nicht retrahirten Zustande hat der Pharynx seine Lage im 1. bis 2. Körpersegment, mehr der ventralen als der dorsalen Körperwandung genähert (Taf. 3 Fig. 1, Taf. 4 Fig. 1, Taf. 9 Fig. 1 *Ph*); im retrahirten Zustande dagegen kann er bis zur hinteren Grenze des 3. Segments zurückrücken (Taf. 2 Fig. 11—13 *Ph*). Seitlich wird das Organ seiner ganzen Ausdehnung nach von den beiden Schlunddrüsen-Paaren, dorsal und ventral, theilweise von dem Gehirn und dem Subösophagealganglion, theilweise von den Körperwandungen begrenzt (Taf. 7 Fig. 1 und 3). Was den Aufbau betrifft, so lassen sich zwei scharf voneinander getrennte Abtheilungen unterscheiden, nämlich eine grössere vordere und eine kleinere hintere (Taf. 3 Fig. 13—15). Erstere erreicht ungefähr einen Durchmesser von 100  $\mu$ , letztere einen solchen von 80  $\mu$ , bei annähernder Kugelform. Da nun aber beide Abtheilungen in hohem Grade formveränderlich sind, so variiren auch in der Regel die verschiedenen Durchmesser nicht unbedeutend. In umstehender Liste habe ich nach fixirten Präparaten von Thieren verschiedener Altersstufen, nämlich von  $\frac{1}{2}$  mm langen mit 6 Segmenten bis 10 mm langen mit über 80 Segmenten je den Längs- und Querdurchmesser der vorderen und hinteren Abtheilung übereinander geordnet. Man sieht, wie die 2 Durchmesser je nach den Contractionszuständen schwanken. Hauptzweck der Liste ist aber, zu zeigen, wie schon bei 4—5 mm langen Thieren das Maximum dieser Durchmesser erreicht wird; ferner wie geringfügig überhaupt die Unterschiede zwischen den Maximalmaassen der 4—10 mm langen und den geringeren Maassen der  $\frac{1}{2}$ —4 mm langen Thiere sind. So weist die (einer genauen Messung allein zugängliche) vordere Pharynx-Abtheilung des  $\frac{1}{2}$  mm langen, 6 Segmente zählenden Juvenis die Durchmesser 80 und 60, die des 10 mm langen 82 Segmente zählenden reifen Thieres die Durchmesser 100 und 88 auf. Während also die Körperlänge bei dem reifen Thiere um das 20-fache und die Segmentzahl fast um das 14-fache gewachsen sind, haben sich die Pharynxdurchmesser nur um  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  vergrössert. Mit anderen Worten: schon im ganz jungen Thiere erreicht der Pharynx seine nahezu vollkommene Ausbildung, und da, wie wir weiterhin sehen werden, dasselbe für die hämophilinen Drüsen (vergl. umstehende Liste und unten p. 59) und in noch höherem Maasse für die Stilette (vergl. unten p. 58) gilt, so kann man den Satz dahin verallgemeinern, dass alle bei der Nahrungsaufnahme beteiligten Organe unseres Parasiten diese frühe Ausbildung erfahren.

Die beiden Pharynx-Abtheilungen sind nicht in einer Flucht gelegen; die hintere ist nämlich mützenartig über einen Theil der Rückenseite der vorderen geschoben, so dass in der Pronation Abtheilung 1 durch 2 und in der Supination umgekehrt Abtheilung 2 durch 1 zum Theil bedeckt erscheint (Taf. 4 Fig. 10 und Taf. 3 Fig. 11 *Phu* und *Php*, vergl. auch unten p. 30 Text-

Liste über die Grössenzunahme des Pharynx und der hämophilinen Drüsen bei  $\frac{1}{2}$  mm bis 10 mm langen Thieren. Die Zahl über dem Striche bedeutet den Längen-, die unter dem Striche den Breitendurchmesser in  $\mu$ .

Thierlänge in mm	Segmentzahl	Pharynx		hämophile Schlunddrüsen		hämophile seriale Drüsen
		vordere Abtheilung	hintere Abtheilung	dorsale	ventrale	
$\frac{1}{2}$	6	80	*	220	140	72
		60	*	52	40	36
$\frac{3}{4}$	8	80	48	264	120	*
		60	40	56	40	40
1	12	80	48	300	192	68
		80	40	48	41	32
1,2	16	80	48	248	110	60
		60	48	48	32	20
1,5	19	88	48	220	140	80
		68	40	62	40	32
1,8	29	80	*	208	128	74
		64	*	60	40	28
2	27	92	52	280	180	60
		61	45	40	34	28
3	38	92	56	280	200	100
		76	60	80	60	48
4	43	88	60	300	168	+
		72	40	48	41	40
5	44 *	112	80	380	200	100
		84	80	90	48	40
6	52 **	100	80	340	200	*
		80	64	80	60	*
7	71	100	68	300	192	88
		78	60	68	52	36
8	70	92	68	360	260	120
		80	60	80	65	40
9	67	96	*	328	200	100
		88	*	68	60	48
10	82	100	80	320	200	100
		88	80	80	60	36

figur 10). Da wo ventral Abtheilung 1 auf 2 übergreift, sind ihre Hüllen bedeutend verdickt, und eben da inseriren sich die Pharynx-Retractoren, deren 4 vorhanden sind (Taf. 3 Fig. 3 *PhRvl* und *PhRvm* und Taf. 5 Fig. 4 *PhRvm*), nämlich 2 mediane, am Ende des 2. Segments

\*) Der Messung nicht zugänglich.

\*\*) Körperende abgerissen.

von den medianen Längsmuskelsträngen sich abspaltende und 2 laterale, in demselben Segmente von den seitlich-ventralen Körperwandungen entspringende. Als Antagonisten kommt zunächst ein im Verhältniss zur Mächtigkeit dieser Retractoren sehr schwächtiges Paar von Protractoren in Betracht, die sich dorsal hinter dem Pharynx inseriren und seitlich-ventral im 1. Segment entspringen, wobei sie in ihrem Verlaufe die tiefer gelegenen seitlichen Saugnapf-Retractoren in einem Winkel von etwa  $45^{\circ}$  kreuzen. Antagonistisch wirksamer ist aber jedenfalls die schon im vorigen Kapitel p. 25 hervorgehobene Federkraft der enticularen Verdickung des Mundkegels, welcher ja gleichzeitig mit dem Pharynx zurückgezogen und vorgestreckt wird. Beide Abtheilungen des Pharynx sind in hohem Grade formveränderlich, indem durch entsprechend angeordnete Muskeln bald der Längs- bald der Querdurchmesser verkürzt wird, und diese Contractilität steht vorwiegend im Dienste des Saugens. An frei präparirten Organen konnte ich feststellen, dass die Contraktionen und Expansionen der beiden Abtheilungen durchaus unabhängig voneinander erfolgen. Bei der Contraction tritt Verlängerung unter Abnahme des Querdurchmessers und Verengerung der Schlundspalte, bei der Expansion tritt umgekehrt Verkürzung unter Zunahme des Querdurchmessers und Erweiterung dieser Spalte ein. Bewirkt wird aber diese Dimensions-Verschiebung durch eine entsprechend angeordnete Muskulatur. Schon im frischen Zustande und noch besser an gelungenen Präparaten lassen sich in der 1. Abtheilung 4 ganz oberflächlich gelegene, breite Muskelringe erkennen (Taf. 3 Fig. 6 *PhC*), Compressoren, deren Contraction die vorerwähnte Verlängerung und Verengerung des Organs bewirkt, und ebensolche, nur viel schmälere und zahlreichere Ringe umgeben auch die 2. Abtheilung. Die Antagonisten, nämlich die Verkürzer des Organs und die Erweiterer der Spalte, sind in der 1. Abtheilung auf den vorderen Abschnitt beschränkt, wo sie beiderseits in einer von der Rücken- und Bauchfläche gleich weit entfernten Ebene zwischen Schlundspalte und Seitenwand ausgestreckt verlaufen (Taf. 3 Fig. 14 und 15 *PhD*); dorsal und ventral von ihnen wird nämlich der Raum von den Stiletten und ihrer Muskulatur occupirt. In der 2. Abtheilung dagegen verlaufen die Dilatoren gleicherweise in allen Radien, jedoch entfernt nicht in so kräftiger Ausbildung (Taf. 3 Fig. 14 und 15 *PhD*). Alle diese der Verkürzung und Erweiterung dienenden Muskeln stellen kurze, verzweigte Stränge dar, zwischen welchen reichlich Protoplasma und Kerne eingestreut liegen. In der vorderen Abtheilung fand ich ferner im Bereiche dieser Muskulatur mehrere auffallend grosse Zellen, welche ich für Ganglienzellen halte (Taf. 3 Fig. 15 *GZ*). Auch in der 2. Abtheilung stellen wohl zwei symmetrisch auf beiden Seiten der Schlundspalte gelegene, aus einer grösseren Zahl von weniger umfangreichen Zellen bestehende und compacter gefügte Gebilde automatisch thätige nervöse Centren dar (Taf. 3 Fig. 15 *Gn*). In der Achse des so beschaffenen Organes verläuft nun die Pharynxspalte, umgeben von einem dünnen Epithel, welches nach aussen theils von den eben beschriebenen Muskeln sowie den noch zu beschreibenden Stilettnuskeln und Ganglien, theils von Hohlräumen für die Stilette, nach innen aber von einer kräftigen Cuticula begrenzt wird (Taf. 3 Fig. 4, 5, 14 und 15 *PhS*). Besonders derb erscheint diese Membran vorn in der 1. Abtheilung, deren Mündung sie auch



in Form eines kräftigen Ringwulstes umgibt, eines Wulstes, der, wie schon oben p. 26 erwähnt wurde, wenn die Stilette ganz vorgestreckt sind, hart an die Basis des Mundkegels stösst und so zwischen den Höhlen des Saugmundes und des Pharynx Continuität herstellt (Taf. 4 Fig. 12 *PhM*). Im Bereiche dieser derben cuticularen Auskleidung setzen sich auch die pharyngealen Dilatatoren an, und, abgesehen von der Aufgabe, eben diesen Dilatatoren überall den erforderlichen Insertionshalt zu gewähren, dürfte die cuticulare Verdickung auch noch durch ihre federnde Wirkung beim Saugacte in Betracht kommen, zu dem wir uns nun wenden wollen. In seinem normalen Verlaufe könnte dieser Act nur, während der Parasit noch an seinem Wirthsthier eingebohrst steckt, und zwar mikroskopisch verfolgt werden, was aber bei der sprichwörtlichen Aalgeschmeidigkeit eine schwer zu bewältigende Aufgabe wäre, da überdies die Beobachtung noch unter Wasser zu geschehen hätte. Indessen vernachlässigt man nur nicht die Untersuchung des lebenden Präparates, so kann man, dank der Thatsache, dass ja die meisten derartigen Functionen von automatischen, auf Reize direct antwortenden Centren aus regiert werden, auch auf Grund eines theilweisen oder unvollkommenen, weil des normalen Rhythmus entbehrenden Functionirens sich ein Bild vom vollkommenen und rhythmischen machen. Ich habe wiederholt sowohl an ganzen Thieren, als auch an frei präparirten Organen die Contractionen und Dilatationen der 2 Pharynx-Abtheilungen beobachtet. Die hierbei thätigen Muskeln und die diese Thätigkeit regierenden Ganglien, sowie auch die federnde Wirkung der die Schlundspalte auskleidenden Cuticula haben wir bereits kennen gelernt. Ferner wurde oben schon hervorgehoben, dass dorsal die hintere Pharynx-Abtheilung mützenartig über die vordere geschoben ist, wozu noch ergänzend nachzutragen ist, dass auch der durch seine Form und Structur auffallende Anfangstheil des Mitteldarmes ebenso mützen-

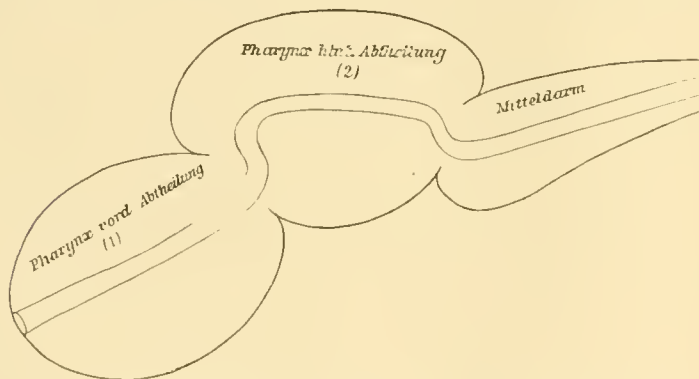


Fig. 10. Schematisches Profil von Pharynx und Mitteldarm zur Veranschaulichung ihrer wie im Ventil wirkenden Falten.

artig den Hintertheil der 2. Pharynx-Abtheilung umgreift. Dieses mützenartige Umgreifen, oder, was den anatomischen Sachverhalt besser ausdrückt, diese Faltenbildung, spielt nun aber beim Saugacte eine wichtige Rolle. Es wirken nämlich die Falten, wie nebenstehendes Schema veranschaulicht, als eben so viele Klappen, welche dem gesaugten Blute wohl caudad, nicht aber rostrad den Durchfluss gestatten.

Ja, so lange als in der betreffenden Abtheilung nur der gewöhnliche Druck oder gar der durch ihre Erweiterung gesetzte negative Druck herrscht, schliessen wohl diese Falten ebenso caudad ab. Und demgemäss dürfte sich der Saugact folgendermaassen gestalten: Abtheilung 1 erweitert sich vorn und füllt sich mit Blut, welches durch die Contraction der Compressoren nach hinten gedrängt und durch die Falte in die nun erweiterte Abtheilung 2 gepresst wird. Hierauf treten die Compressoren dieser



Abtheilung in Function und pressen das Blut durch die Falte des Mitteldarmes in diesen, wo, wie wir weiterhin sehen werden, eine complicirte Muskulatur die weitere Vertheilung besorgt. Natürlich hat 1 schon wieder sich zu erweitern und zu saugen begonnen, wenn 2 sich contrahirt, indem eben die als Klappen fungirenden, jeglichen Rückfluss verhindernden Falten den für Saug- und Druckpumpen erforderlichen Rhythmus ermöglichen.

Wir kommen nun zu dem weitaus wichtigsten Theile der Pharynx-Organisation. ja, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird, zu dem weitaus wichtigsten Theile der ganzen Organisation von *Ich.*, nämlich zu den Stiletten, und dieser ihrer hohen Bedeutung entsprechend, sowie auch in Anbetracht ihrer relativen Unabhängigkeit gegenüber allen übrigen Pharynx-Componenten soll ihnen ein besonderes Kapitel gewidmet werden.

### c. Stilette und Stiletttscheere.

Zunächst ein paar Worte über den Namen. Wer das Gebilde nur oberflächlich, ohne seine Function und ohne die Verwandtschaftsverhältnisse seines Trägers zu kennen, ins Auge fasste (Taf. 1 Fig. 12, Taf. 3 Fig. 11—20, Taf. 9 Fig. 1 *Stu.* Textfig. 11), würde wohl ohne Weiteres geneigt sein, es unter den Begriff der Kiefer zu bringen, ähnlich denjenigen der Nereiden etc. Dem steht aber entgegen, dass es sich bei unserem Parasiten nicht um Werkzeuge zum Erfassen oder Zerkleinern der Beute, sondern um solche zum Anstechen derselben handelt, um solche, wie sie insbesondere bei den Syllideen, also bei den nächsten Verwandten von *Ich.*, vorkommen, und bei den Syllideen spricht man eben von Stiletten und nicht von Kiefern.

An jedem der beiden Stilette kann man drei, zwar continuirlich zusammenhängende, aber durch Form, Beschaffenheit, Lage und Function bis zu einem gewissen Grade doch selbständige Theile unterscheiden, nämlich den Backen, das Gelenk und den Stiel.

Der Backen ist derjenige Theil, welcher die Waffe oder das Stilet im engeren Sinne darstellt; denn er ist es, der sich in die Flosse des Fisches einbohrt und, abgesehen von seiner in dem Mundkegel befindlichen Basis, in dieser Flosse stecken bleibt. Seiner Form nach lässt er sich am besten einem schmalen, stark ausgehöhlten, gekrümmten Löffel vergleichen (Taf. 3 Fig. 7—9 *StB.*), dessen scharfe Ränder distal in eine Spitze auslaufen. Der eine Rand dieses Löffels ist mit ungefähr 15 zahnartigen Vorsprüngen besetzt, welche dach-

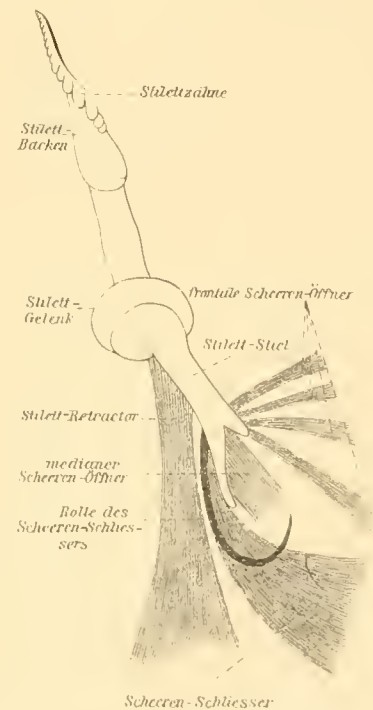


Fig. 11. Dorsales Stilet nebst Muskeln.

ziegelförmig übereinander liegen. Während die 5 ersten Zähne nur bei starker Vergrösserung unterscheidbar sind, nehmen die folgenden derart an Grösse zu, dass der 12. ungefähr eine Länge von  $4\mu$  und eine Breite von  $2\mu$  erreicht, wogegen die nachfolgenden wieder an Grösse abnehmen. Betrachtet man ein Stilett im Profil, und zwar von der Zahnseite aus (wie ich diese Seite im Gegensatz zu der unbezahnten Seite nennen will), so überzeugt man sich leicht, dass diese Zähne bei jeder Rückwärtsbewegung als Widerhaken wirken müssen, dass sie hingegen die seitlichen Excursionen, dank der die Zahnreihe flankirenden Schneide, nur wenig beeinträchtigen können. Im Nachfolgenden werden wir sehen, wie folgenswer die Ausbildung dieser Zähne oder Widerhaken für die Existenz von *Ich.* geworden ist, indem schon bei dem jetzigen Grade dieser Ausbildung viele Exemplare unseres Parasiten ihre Stilette nicht mehr aus der Flosse des Wirththiers zurückzuziehen vermögen. In jener Profilstellung sieht man ferner, dass die Zahnregion des Stilettes bauchartig über den folgenden Theil hervorgewölbt ist, und zwar derart, dass der proximale Theil der Vorwölbung bei Rückwärtsbewegungen, einem relativ riesigen Zahne gleich, die Widerhaken-Wirkung verstärken muss. Dieser Bauch hat seitlich nur eine beschränkte Ausdehnung, so dass er die gleichmässige Wölbung des Löffels, also seine Aussenseite nur wenig beeinträchtigt. Je nachdem wir nun das bezahnte oder unbezahnte Profil, oder die convexe Aussen- oder die concave Innenseite der Löffel in's Auge fassen, bieten sie ein sehr verschiedenes Ansehen dar, dessen Beschreibung ich aber mir und dem Leser ersparen kann, weil ja durch die betreffenden Figuren schon hinlänglich das Nöthige demonstrirt wird. Nur Ein Formverhältniss sei nachdrücklich betont, weil es an der weiterhin zu besprechenden, für die voraussichtliche Entwicklungsrichtung von *Ich.* so bedeutsamen Sperrvorrichtung der Stilettscheere theilhaftig ist, nämlich die Thatsache, dass die Stilettbacken nicht geradlinig verlaufen, dass hingegen ihre Zahnregion mit den Basen stumpfe Winkel bildet. Dadurch, dass diese Krümmung parallel der Profilebene verläuft, kommt sie auch in den Profilansichten nur verkürzt, also in sehr geringem Maasse, zur Ansicht, deutlich dagegen macht sie sich geltend, sobald die Backen auf die convexe oder auf die concave Seite zu liegen kommen (Taf. 3 Fig. 9). Auch die Zähne weisen, je nachdem sie von den verschiedenen Seiten aus betrachtet werden, ein überraschend verschiedenes Ansehen dar: bald regelmässig abgerundet, bald in scharfe Kanten auslaufend, bald kaum vom Backen sich abhebend, bald kräftig von diesem ausladend. In dieser mit jeder noch so kleinen Veränderung der Lage einhergehenden Veränderung des Ansehens der Backen documentirt sich eine grosse Complicirtheit ihrer Form, eine solche, von der unsere Zeichnungen wohl nur ein überaus rohes Bild geben. Diese Complicirtheit erschwert auch das vergleichende Studium der Backen und wird überdies einst die grösste Schwierigkeit bei der so wünschenswerthen Untersuchung ihrer Variabilität bilden. Bei vielen Stiletten kann man sich, besonders in der Profilansicht, von der unbezahnten Seite aus, davon überzeugen, dass sich ihre Höhlung (Löffelhöhle) continuirlich bis zu ihren den Gelenken aufsitzenden Basen erstreckt (Taf. 3 Fig. 8), und dieses Factum ist insofern von Bedeutung, als es verstehen lässt, wie das gesaugte Blut die Saugmund-Höhle passiren kann (Taf. 3 Fig. 11 und 17 *MK*). Schon

im vorhergehenden Capitel wurde erwähnt, dass diese an sich schon so enge Höhle überdies zum grössten Theil von den Basen der Stilettbacken ausgefüllt wird. Dadurch nun, dass diese Basen halbkanalförmig ausgehöhlt sind und dadurch ferner, dass zu der Normalstellung (Ruhestellung) der Stiletttscheere die unbezahnnten Seiten, und demgemäss auch die Halbkanäle aufeinander zu liegen kommen, wird ein dem Blute den Durchgang gestattender Kanal geschaffen. Die Backen bilden den festesten Bestandtheil der Stilette: insbesondere ihre meist bräunlichen Zähne erinnern lebhaft an Chitingebilde. Aber die chemische Untersuchung ergibt, dass wir es jedenfalls mit einer anderen Gerüstsubstanz zu thun haben, weil schon starke organische Säuren zerstörend einwirken. Ja schon verdünnte Säuren greifen die Backen an; denn sie erscheinen nach Zusatz solcher collabirt und corrodirt, was auf die Einlagerung mineralischer, in Säuren löslicher Bestandtheile, wahrscheinlich kohlensauren Kalkes, schliessen lässt. Man muss demnach beim Studium der Stilette alle solche Reagentien vermeiden, welche säurehaltig sind (\*), alkalische dagegen, wie z. B. Kali- oder Natronlösungen greifen sie nicht oder doch nur in kaum merklichem Grade an.

In dem zweiten Stiletttheil, dem Gelenk, ist, wie bei den Scheeren, der Durchkreuzungs- und Drehpunkt enthalten. Während aber die Bewegung der Scheerengelenke als Scharniergelenke nur in Einer Ebene möglich ist, gestatten die Stilettgelenke als Kugelgelenke (dorsales Stilett, Gelenkhöcker, ventrale Gelenkpfanne) (Taf. 3 Fig. 10) entsprechend vielseitige Excursionen. Sehr eigenthümlich ist der Halt dieser Gelenke, indem ein kräftiger, elastischer, zwischen Höcker und Pfanne befestigter Muskelstrang, der Gelenkmuskel (Taf. 3 Fig. 10 *B* und Fig. 20 *StGM*), zugleich die Aufgabe der Niete erfüllt. Zwischen den muskulösen Fibrillen dieses Stranges fallen im expandirten Zustande einzelne stärkere, lebhaft glänzende Fasern auf, welche aus Gerüstsubstanz zu bestehen scheinen. Diese Fasern müssen elastisch genug sein, um der Contraction und Expansion des Muskels bis zu einem gewissen Grade folgen zu können; bis zu einem gewissen Grade, denn ihre Aufgabe scheint mir hier, wie in den übrigen Stilettmuskeln, gerade darin zu bestehen, die einzelnen Muskelfasern vor Zerrungen zu bewahren. Durch eine solche Anordnung des Haltes, für welche, so weit als mir bekannt, in keinem unserer der Stiletttscheere vergleichbaren mechanischen oder organischen Instrumente sich ein Analogon findet, ist in sehr einfacher Weise ein im Functioniren der Stilette begründetes Problem gelöst. Thiere nämlich, welche sich von der Flosse befreit haben, retrahiren in der Regel nicht nur den Pharynx, sondern ziehen auch häufig vermittelt unten noch zu beschreibender, im Bereiche der Gelenke sich inserirender Muskeln die Stilette zugleich in den Pharynx zurück (Taf. 3 Fig. 12). In der Ruhe- oder Scheerenstellung wäre ein solches Zurückziehen unmöglich, wohl aber kann unter Aufhebung jener Stellung, das heisst durch Ausschaltung

\*) Bei Beginn meiner Untersuchungen habe ich einen grossen Theil des zum Einschlusse in toto bestimmten Materials in Sublimat-Eisessig conservirt und war nicht wenig überrascht, die Stilette in der verschiedensten Weise deformirt zu finden. Diese Deformation war eben durch die Einwirkung der Essigsäure verursacht (vergl. z. B. Taf. 3 Fig. 12 und Taf. 4 Fig. 13).



der Gelenke ein Stilett hart neben dem anderen durch die Mundöffnung gleiten (Taf. 3 Fig. 20). Hier liegen sodann beide mehr oder weniger weit voneinander entfernt, nur durch den entsprechend gedehnten Gelenkmuskel oder Halt verbunden. Sollen aber die Stilette wieder in die Scheerenstellung gelangen, so werden sie unter Nachlassen der Retractoren-Wirkung durch Contractionen des Pharynx vorgeschoben, und indem sich gleichzeitig der Gelenkmuskel contrahirt, werden eben auch die Gelenke wieder zum Einschnappen gebracht. Es ist klar, dass diesen der Stilett-scheere gestellten Aufgaben nur durch ein bewegliches und zugleich durch ein elastisches Band verbundenes Gelenk genügt zu werden vermochte. Im frischen Zustande lassen die Gelenke nur theilweise ihre Form- und Bauverhältnisse erkennen; sie erscheinen als unregelmässig begrenzte, stark aufgeschwollene, die Stilette überragende Kissen, in denen nebst einer wässrigen Flüssigkeit zahlreiche 4—6  $\mu$  grosse Kügelchen enthalten sind (Taf. 3 Fig. 11—12 und Fig. 18—20). Nach Einwirkung wasserentziehender Conservierungsmittel schrumpfen diese Kügelchen meist bis auf geringe Reste zusammen; in einzelnen Fällen aber, so nach Osmium- oder Kali-Behandlung, pflegten sie erhalten zu bleiben, ja selbst in einzelnen tingirten Sublimatpräparaten waren sie zum Theil noch deutlich nachzuweisen, indem ihre Peripherie die Hämateinfärbung angenommen hatte. Aus alledem geht hervor, dass die Kügelchen als von einer thierischen Hülle eingeschlossene Tropfen zu betrachten sind, und zwar als Tropfen einer wässrigen Flüssigkeit. Es liegt nahe, diese so eigenthümliche, am frischen Gelenke sich offenbarende Anordnung mit dessen specieller Function in Zusammenhang zu bringen, das heisst zu vermuthen, dass den Kügelchen eine ähnliche Rolle in den aufeinandergleitenden Gelenken wie den Kugeln der Kugellager in vielen modernen Maschinen zukomme. Dass im einen Falle die Kugeln von starren, im anderen von weichen Wandungen umschlossen werden, ist von keiner principiellen Bedeutung, indem ja diese weichen Wandungen unter dem Drucke des im lebenden Zustande herrschenden Turgors einen hinlänglichen Grad von Festigkeit erlangen, und das Gleiche gilt für die Kugeln selbst, indem von einer Hülle umschlossene Tropfen als nahezu unzusammendrückbar angesehen werden können. Erst im conservirten Zustande erkennt man, dass die Gelenke eine elliptische Form haben und derart mit den Backen verbunden sind, dass ihre grosse Achse auf die Backen-Längsachse annähernd rechtwinklig gerichtet liegt. Weiter, dass die äussere Wandung des Gelenks, also diejenige, welche beim dorsalen Stilett in der Pronation und beim ventralen Stilett in der Supination zu Gesicht kommt, wie durch eine parallel der grossen Achse verlaufende Falte oder Naht in 2 Abtheilungen geschieden ist, in Abtheilungen, die je nach der Lage des Stiletts sehr verschiedene gegenseitige Verhältnisse darbieten (Taf. 3 Fig. 7—9 und Fig. 13—14). An der inneren Wand, also derjenigen, welche beim dorsalen Stilett den Gelenkhöcker und beim ventralen die Gelenkpfanne bildet, ist von einer derartigen Naht nichts zu sehen. Für das Studium dieser Gelenktheile im engeren Sinne sind insbesondere solche durchsichtig gemachte Präparate geeignet, wo durch allzu stürmische Befreiungsversuche die (in der Flosse stecken gebliebenen) Backen von den Gelenken abgerissen worden waren. Ich habe auf Taf. 3 Fig. 10 A—10 C ein solches Gelenk von seiner distalen Seite, also von derjenigen Seite aus,



wo die Backen befestigt waren, in 3 verschieden tiefen Einstellungen abgebildet. Bei höchster Einstellung (Fig. 10 *A*) kommen deutlich der Gelenkknopf und die Gelenkpfanne sowie die Rissstellen der Backen zur Ansicht. Bei mittlerer Einstellung (Fig. 10 *B*) treffen wir auf den mächtig contrahirten Muskel, der, wie oben schon erörtert worden ist, als Gelenkband die Gelenke zusammenhält, und bei tiefster Einstellung (Fig. 10 *C*) kommen endlich die Stiele zum Vorschein, welche der Innenseite der Gelenke proximal aufsitzen. Hinsichtlich der Structur bieten die Gelenke, abgesehen von den bereits besprochenen Kügelchen, wenig Bemerkenswerthes. Sie bestehen offenbar aus derselben cuticularen Gerüstsubstanz wie die Backen, mit denen sie ja auch ein Continuum bilden. Die vornehmste Function der Gelenke ist natürlich die der Scheerenbewegung, auf die wir weiterhin einzugehen haben werden; aber anserdem setzen sie auch den Excursionen der Stiletttscheere parallel der Principalachse eine Grenze, indem sie die enge Mundöffnung nicht passiren können. Dadurch also, dass die Gelenke an die basale Circumferenz des Mundkegels »anschlagen« (Taf. 3 Fig. 11, 13 und 15), werden die Stiele und ihre Muskeln vor den heftigen, mit den Befreiungsversuchen verbundenen Zerrungen bewahrt, Zerrungen, die, wie schon erwähnt wurde, in einzelnen Fällen, bis zum Abreissen der Backen führen können. Auch dass die Gelenke ausgeschaltet, also einzeln die Mundöffnung zu passiren vermögen, halte ich als normales Vorkommen für ausgeschlossen; denn nicht nur übertrifft der Durchmesser selbst des einzelnen Gelenkes denjenigen des Saugmundes, sondern es ständen einem solchen Vorgange auch die zahlreichen an den Stilettstielen befestigten Muskeln im Wege. Ich habe denn auch unter meinen vielen Präparaten nur Einen solchen Fall getroffen, wo beide Gelenke in der Saugmund-Höhle staken (Taf. 2 Fig. 14), und dieser Fall betraf eines der Thiere, wo die Backen abgerissen waren, wo also gewaltige Zerrungen stattgefunden hatten. Überdies erschienen diese Gelenke stark deformirt, wie geschrumpft, was darauf schliessen lässt, dass in Folge des Abreissens der Backen ihre Wandung verletzt und ihr Inhalt wenigstens zum Theil ausgeflossen war. Ein erhöhtes Interesse gewann dieser Fall aber dadurch, dass mit den Gelenken auch die Pharynxspalte in die Mundöffnung hineingezerrt worden und so das Verhältniss zwischen den beiderlei Öffnungen besser zu erkennen war.

Es bleibt nun noch der 3. Stiletttheil zu betrachten übrig, nämlich der Stiel (Taf. 3 Fig. 11—13 und Fig. 16—20). Er stellt ein im Verhältnisse zu den Backen schwächtiges, walzenförmiges, distal in 2 ungleich lange Zinken auslaufendes, also gabelförmiges Gebilde dar. Sein Ansatz an das Gelenk befindet sich, wie schon erwähnt wurde, der Innenseite dieses letzteren genähert, so dass in der Ruhestellung jener Ansatz weder pron noch supin zu Gesicht kommt. Folgt man bei Beobachtung eines lebenden Thieres den Bewegungen der Stilette, so machen die Stiele zunächst den Eindruck, ebenso starr zu sein wie die Backen. Aber die genauere Untersuchung ergibt, dass die Stiele, ähnlich den Gelenken, einen mit einer wässrigen Flüssigkeit angefüllten Hohlraum enthalten. Und wie die Gerüstsubstanz der Gelenkwandungen sich continuirlich in diejenige der Stielwandungen fortsetzt, so stehen auch, allem Anscheine nach, die Hohlräume der beiderseitigen Gebilde in continuirlichem Zusammenhange.

Im conservirten Zustande, insbesondere nach Einwirkung wasserentziehender Mittel, bieten denn auch die Stiele ein durchaus entgegengesetztes Ansehen dar: sie verlieren ihren Inhalt, schrumpfen zusammen, und wenn die so deformirte Stielmembran nicht, wie das in einzelnen Präparaten der Fall, sich durch starke Tinction von der Umgebung abhebt, so ist dieser Stiletttheil überhaupt nicht mehr aufzufinden. Es muss demnach im lebenden Zustande die in den Stielhüllen (und Gelenkhüllen) befindliche Flüssigkeit unter einem ansehnlichen Drucke stehen, ähnlich etwa dem in einem prall mit Wasser angefüllten Gummischlauch herrschenden. Es ist gewiss eine auffällige Thatsache, dass die Stilette, an welchen wir zwar der leichteren Beschreibung halber 3 Theile unterschieden haben, welche aber in Wirklichkeit einheitliche Gebilde darstellen, in Bezug auf ihre Beschaffenheit distal und proximal solche Contraste darbieten. Warum setzt sich die solide Gerüstsubstanz der Backen nicht einfach unter Bildung der Gelenke in die Stiele fort? Ich vermuthe, dass diese Anordnung aus folgenden Ursachen unterblieben. resp. modificirt worden ist. Erstens würden die Stilette beim Vorhandensein starrer Stiele durch die mit dem Sauggeschäfte einhergehenden Contractionen und Expansionen des Pharynx rhythmisch mitbewegt, also die Stilett- und Saugfunction gleicherweise beeinträchtigt. Zweitens wären durch starre Stiele die unten zu beschreibenden Stiel- oder Spornmuskeln nicht unbedenklichen Zerrungen ausgesetzt<sup>\*)</sup>. Drittens könnten starre Stiele während ihrer nicht etwa allmählich, sondern zuckend rasch sich vollziehenden Scheerenbewegungen die die Stiletthöhlen begrenzenden, überaus complicirt durcheinander verlaufenden Pharynx- und Stilettmuskeln gefährden. Viertens endlich könnten durch starre Stiele (und starre Gelenke) ebendiese Muskeln beim Zurückziehen der Stilette in und beim Vorstrecken derselben aus dem Pharynx verletzt werden. Alle diese Gefahren sind aber dadurch vermieden, dass die betreffenden Stiletttheile nach Art mit Flüssigkeit gefüllter, elastischer Schläuche construirt sind. Die beiden Sporne, in welche die Stiele unter allmählicher Abnahme ihres Durchmessers auslaufen, sind von sehr ungleicher Länge. Der kürzere liegt in der Ruhestellung des Stilettts aussen, also beim dorsalen Stilett dorsal, beim ventralen ventral, der längere dagegen innen, also beim dorsalen Stilett ventral, beim ventralen Stilett dorsal. Wir werden weiterhin sehen, dass diese beiderlei Sporne speciell den die Scheerenbewegung der Stilette bewirkenden Muskeln zum Ansatz dienen.

Die schon oben erwähnten Stilettthöhlen des Pharynx lassen sich nur im lebenden Thiere erkennen. In der Ruhestellung der Stilette, wo sich die Gelenke in der Regel im Bereiche des Mundkegels befinden, und in Folge dessen die Stiele so weit als es überhaupt möglich ist, distal vorgerückt erscheinen, sieht man in der Umgebung eines jeden dieser Stiele eine rundliche oder birnförmige, durch ihr trübes Aussehen von der Umgebung sich scharf

---

<sup>\*)</sup> Hierauf war Herr v. ÜXKÜLL so freundlich mich aufmerksam zu machen. Auch meine Einsicht in das Functioniren der unten p. 44 zu beschreibenden Rolle des Scheerenschliessers wurde durch die Besprechung des Falles mit genanntem Herrn wesentlich gefördert. Ich ergreife gerne diese Gelegenheit, um Herrn v. ÜXKÜLL für das Interesse, welches er an dieser meiner Untersuchung nahm, auch öffentlich meinen Dank auszusprechen.

abhebende Masse (Taf. 3 Fig. 11 und 12 *StHph*). Es ist eine wahrscheinlich durch organische Beimengungen getrübe, wässrige Flüssigkeit, welche die zwischen den Pharynx- und Stilettmuskeln ausgesparten Hohlräume erfüllt, Hohlräume, in denen die Stiele bei den Scheerenbewegungen ihre Excursionen vollziehen. Bevor der complicirte Bau des Pharynx aufgeklärt war, schienen mir diese mit Flüssigkeit gefüllten Hohlräume wegen ihrer scharfen Begrenzung eigene Wandungen zu besitzen, also förmliche Stieltaschen zu bilden. Dass aber dem nicht so sein kann, geht schon daraus hervor, dass ja die Stielmuskeln sich an den Wandungen des Pharynx inseriren. Die Stiletthöhlen sind nun aber nicht etwa auf den vorderen Abschnitt des Pharynx beschränkt; denn es können ja, wie schon erwähnt wurde, unter Aufgabe der Rubestellung und unter Ausschaltung der Gelenke die Stilette in den Pharynx zurückgezogen werden, und dies ist nur dadurch möglich, dass wie vorn so auch weiterhin im Pharynx zu solchem Behufe Hohlräume zwischen den Muskeln ausgespart sind. Auffallend ist nur, dass sobald die Stiele in die proximale Partie der Stiletthöhle zurückgezogen werden, sich da auch die Flüssigkeit wieder ansammelt, also mitwandert, was auf gewissen diesen Act begleitenden Contractionen der distalen Pharynxportion beruhen muss. Und nun sind wir genügend vorbereitet, die Frage nach der Bedeutung dieser Flüssigkeit aufzuwerfen. Ich konnte, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird, Muskeln für alle Hauptfunctionen der Stilettscheere und auch Retractoren für das Einziehen der einzelnen Stilette nachweisen, für das Vorstrecken der ausgeschalteten Stilette, also für den nothwendigen Impuls zur Rückkehr in die Scheerenstellung fand sich dagegen keinerlei Muskel. Die Beobachtung am lebenden Thiere ergab denn auch, dass die Function der mangelnden Protractoren durch eine sehr einfache andere Anordnung ausgeübt wird. Sobald sich nämlich der Pharynx in der Richtung proximo-distad contrahirt, werden die retrahirten Stilette (samt Flüssigkeit) vorgeschoben, und gelangen unter gleichzeitiger Contraction des Gelenkmuskels in die Scheerenstellung. Die fragliche Flüssigkeit spielt demnach eine wichtige Rolle beim Vorstrecken der Stilette, indem ohne ihr Vorhandensein die Pharynxcontractionen diesen Act wohl kaum so rasch und sicher zu vollziehen vermöchten.

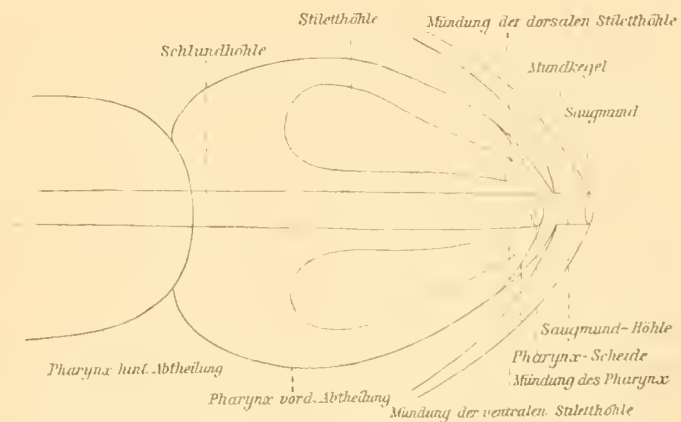


Fig. 12. Schema von Mund-, Schlund- und Stiletthöhlen.

In Bezug auf das Verhältniss zwischen Mund, Pharynxspalte und Stiletthöhlen-Mündungen sind insbesondere Thiere, bei welchen die Stilette von ihren Backen abrissen, instructiv (Taf. 2 Fig. 14 und Textfigur 12). Dadurch, dass die Pharynxspalte in der Verlängerung der Mundachse, die beiden Mündungen der Stiletthöhlen dagegen theils seitlich, theils dorsal und ventral von dieser Achse liegen, wird wohl einer Ablenkung des gesogenen Blutes aus dem Mund-Schlundkanal



in die Stiletthöhlen in der Regel schon vorgebeugt. Aber diese Höhlen sind überdies durch die Stilette gegen die Mund- und Pharynxhöhlen abgeschlossen, indem ja die Stilettstiele, wie weit auch die Stilette vorgeschoben werden mögen, nie ganz aus den Stiletthöhlen herausgelangen können.

Die Grösse der Stilette, und zwar die Gesamtlänge, beträgt unter Vernachlässigung der Backenkrümmung  $130\text{--}140\ \mu$ , also  $\frac{1}{7}\text{--}\frac{1}{8}$  mm. Hiervon kommen bei  $140\ \mu$  Länge auf die Backen 76, auf die Gelenke 16 und auf die Stiele 48  $\mu$ . Es verhalten sich demnach die Vorder- und Hinterhebel der Stiletttscheere wie 76:48, ja wenn wir die Länge des Hinterhebels nur bis zum kurzen Sporn, nämlich bis zum Ansatzpunkt der die Scheerenbewegung vermittelnden Muskeln messen, sogar wie 76:28, der Lastarm ist demnach mehr als doppelt so lang als der Kraftarm, das heisst, wir haben es mit Geschwindigkeitshebeln zu thun. Und ganz in Übereinstimmung damit sehen wir denn auch beim lebenden Thiere die Backen der Stiletttscheere nicht etwa allmählich langsam, sondern plötzlich ruckweise geöffnet und geschlossen werden. Je nachdem die Stilette beim Messen flach aufliegen oder nicht, erhält man ziemlich bedeutend voneinander abweichende Werthe, so dass für die genaue Feststellung ihrer Grössenverhältnisse eine Isolirung derselben unerlässlich ist. Und auf diese Weise habe ich durch Berücksichtigung der verschiedensten Altersstufen, nämlich von  $\frac{1}{2}$  mm langen Juvenes bis 10 mm langen reifen Thieren festzustellen vermocht, dass die Stilette bei allen gleicherweise die erwähnte ungefähr zwischen 130 und 140  $\mu$  schwankende Länge besitzen, so dass sie bei den Juvenes als relativ sehr ansehnliche und bei den Erwachsenen umgekehrt als relativ winzige Gebilde erscheinen. Dieses Verhalten stimmt durchaus mit demjenigen der übrigen im Dienste der Nahrungsaufnahme stehenden Organe überein; haben wir doch oben p. 27 gezeigt, wie der Pharynx schon in ganz jugendlichen Thieren seinen Maximalmaassen nahe kommt, und wird ferner unten p. 59 u. 68 das Gleiche für die hämophilinen Drüsen nachgewiesen werden. Wenn demnach die Stilette schon in ganz jugendlichen Stadien ein für alle Mal fertig zur Ausbildung gelangen, so bedarf es auch bei ihnen keiner solchen drüsigen Organe für das Nachwachsen, wie sie in der Regel die cuticularen oder chitinähnlichen Borsten und Kiefer der verschiedenen Anneliden sowie die Stilette der nächstverwandten Syllideen darbieten. Und in der That habe ich mich auch vergebens bemüht, einen derartigen Mutterboden sei es für die Entstehung, sei es für das Nachwachsen der Stilette aufzufinden. Ihre Entstehung fällt eben offenbar in die früheste Entwicklungsperiode.

Nachdem im Vorhergehenden Form, Bau, Beschaffenheit und Dimensionen der einzelnen Stilette beschrieben worden sind, will ich sie nun zur Stiletttscheere combinirt, und zwar zunächst in derjenigen Stellung in's Auge fassen, welche schon des Öfteren als Ruhestellung Erwähnung fand. In dieser Stellung liegen die Gelenke und somit auch die Backen und Stiele übereinander; aber nicht etwa parallel zu einander, sondern in einem Winkel von ungefähr  $45^\circ$  derart, dass in der Pronation der Backen des dorsalen Stilettts nach links, sein Stiel nach rechts, und umgekehrt der Backen des ventralen nach rechts und sein Stiel nach links gerichtet stehen (Taf. 1 Fig. 12 und Taf. 3 Fig. 11 und 13). Da die Kugelgelenke der Stiletttscheere erheblich weitere Excursionen sowohl nach der Medianebene hin, als von ihr



weg gestatten (wie man sich am fungirenden Organe überzeugen kann), so muss dieser Ruhestellung irgend welche Fixirung zu Grunde liegen. Ein Blick auf Taf. 3 Fig. 13 genügt, um einzusehen, dass für diese Fixirung allein die Scheerenöffner (*StSchÖf*) in Betracht kommen können, welche Muskeln schon in ihrer Ruhestellung die Scheere halb gespreizt halten. Wird letztere durch die mächtigen Scheerenschliesser (*StSchS*) geschlossen, so wirken natürlich dieselben Scheerenöffner als Antagonisten. Nach alledem erscheint die Stiletttscheere in der Ruhestellung zwiefach gespreizt: erstens parallel der Frontalebene, ähnlich einer halb geöffneten gewöhnlichen Scheere, zweitens rechtwinklig hierauf in Folge der Backenkrümmung. Diese permanente doppelte Spreizung, also die Thatsache, dass die Stiletttscheere in der Ruhestellung nicht geschlossen, sondern theilweise geöffnet verharret, ist sehr auffallend. Ich habe schon oben bei Beschreibung der Backen erwähnt, dass ich sowohl diese Spreizstellung, als auch die Widerhaken der Backen für eine Sperrvorrichtung halte. Wir verdanken insbesondere THULO den Einblick in die Bedeutung dieser im Thierreiche so verbreiteten Einrichtung. In einer seiner interessanten Abhandlungen sagt dieser Autor (99, p. 503): »Wir sehen also, ein Hauptzweck aller Sperrvorrichtungen ist, Kraft zu sparen. Genau demselben Zwecke dienen auch die Sperrvorrichtungen in der Thierwelt. Überall dort, wo es erforderlich ist, einen Körpertheil dauernd in einer und derselben Stellung zu erhalten, finden wir das Bestreben, diese Arbeit den Muskeln durch Sperrvorrichtungen abzunehmen.« Es bedarf keiner langen Überlegung um einzusehen, wie dienlich eine solche Vorrichtung gerade einem Thiere wie *Ich.* sein muss, indem sie es eben ohne jeden Aufwand von Muskelkraft im Wohnthier festhält, so fest, dass unter Mitwirkung der Widerhaken ein Theil der Parasiten sich überhaupt nicht mehr aus der Flosse zu befreien vermag. In der Ruhestellung sind an beiden Stiletten die Backenhöhlungen nach innen gerichtet, also der Medianebene des Thieres zugekehrt. Diese Lagerung wäre unmöglich, wenn sich die beiden Stilette spiegelbildlich gleich verhielten, denn dann müsste die Höhlung des einen nach innen, die des anderen nach aussen gerichtet sein. Dieses Verhältniss ist dagegen dann möglich, wenn beide Stilette gleich sind; denn dann braucht man nur das eine oder das andere um 180° zu drehen, um die betreffende Stellung zu erhalten. Und so ist es auch: die beiden Stilette sind durchaus gleich und nur um 180° das eine dem anderen gegenüber gedreht, so dass die beiden Hohlseiten nach innen und zugleich die Zahnseite des dorsalen Stiletts dorsad und diejenige des ventralen ventrad gerichtet liegen. Durch diese Lage kommt auch der schon oben p. 33 erwähnte Stilettbacken-Kanal zu Stande, durch welchen das gesogene Blut fliesst.

Gehen wir nun von der Untersuchung der ruhenden Stiletttscheere zu derjenigen der bewegten über, und zwar derart, dass wir im Anschlusse an die Beschreibung der einzelnen Muskeln zunächst die Bewegungs-Möglichkeiten der betreffenden Stiletttheile erwägen, um sodann, gestützt auf diese Analyse, die combinirten, in der Existenz des Parasiten eine so wichtige Rolle spielenden Scheerenbewegungen besser verstehen zu können.

Weitaus die mächtigsten und am leichtesten erkennbaren dieser Muskeln sind die »Stilettretractoren« (Taf. 3 Fig. 13—15 *StRd* und *StRv* und Textfigur 11). Vorn, wo sie sich

an die Stilette ansetzen, compacte Stränge, zerfallen sie bald in 2—3, weiterhin in ungefähr 6—8 immer mehr fächerartig sich ausbreitende, der Pharynxwand sich anschmiegende Bündel, und zwar verläuft der dorsale Retractor nahe der dorsalen, und der ventrale Retractor nahe der ventralen Pharynxwand. Ihr Stilettansatz erfolgt proximal auf der Innenseite der Gelenke.

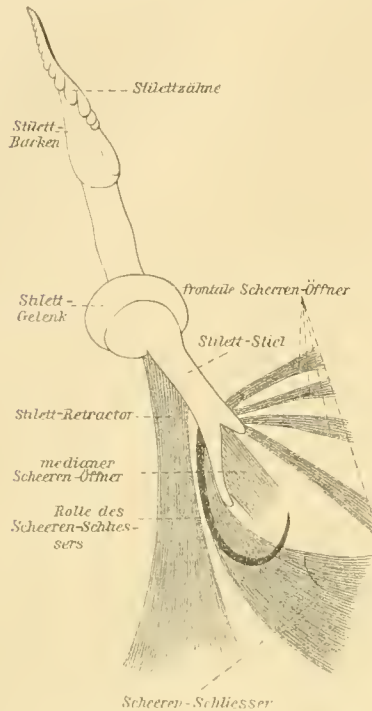


Fig. 11. Dorsales Stilett nebst Muskeln.

also beim dorsalen Stilett hinter dem Gelenkhöcker, beim ventralen hinter der Gelenkpfanne. Sehr erleichtert wird dieser Ansatz dadurch, dass vom Gelenke eine grössere Anzahl cuticularer Fäden abgeht, welche häufig schon im lebenden Zustande, am besten aber an Macerationspräparaten nachweisbar sind, und wohl die Rolle von Sehnen spielen. Das Vorkommen ähnlicher Fäden wurde schon oben p. 33 vom Gelenkmuskel beschrieben und erwähnt, dass solche auch bei allen übrigen Stilettmuskeln sich vorfinden. Die entgegengesetzte Insertion, also der Ursprung dieser Muskeln erfolgt derart, dass die Faserenden der den Pharynx dorsal und ventral umziehenden Bündel mit den Pharynxwandungen verschmelzen. Dass die Stilettretractoren nur vorn, in der Nähe ihrer Gelenkansätze, als compacte Stränge die Pharynxhöhle durchziehen, weiterhin dagegen fächerartig den Pharynxwandungen angeschmiegt verlaufen, hat lediglich in Raumverhältnissen seine Ursache. Die 1. Abtheilung des winzigen Pharynx wird nämlich vom Schlundrohr und den Schlund-

muskeln, sowie von den die Scheerenbewegungen vermittelnden Stiel- oder Spornmuskeln durchzogen; ferner beherbergt sie verschiedene Ganglien; endlich musste noch um einen grossen Theil des Schlundes herum Raum für die Excursionen der Stilettstiele, also für die Stilettthöhlen ausgespart bleiben. Wo fänden da die Stilettretractoren in Form freier, compacter Bündel Platz? Schon im lebenden Pharynxpräparate sieht man unter jedem Retractor, da wo er fächerförmig ausstrahlt, eine rundliche, wie sich aus Profilsansichten ergibt, stark nach innen vorspringende Masse. Entsprechend conservirte und gefärbte Präparate lassen erkennen, dass diese beiden Massen aus Anhäufungen zahlreicher kleiner Zellen bestehen, deren Beziehungen zu einander sowohl, als auch zu den Muskeln mir nicht aufzuklären gelang. Gleichwohl stehe ich nicht an, die Ansicht auszusprechen, dass diese beiden Zellenanhäufungen Ganglien, und zwar die Ganglien der Stilettretractoren darstellen (Taf. 3 Fig. 13 und 15, Taf. 9 Fig. 1 Gn). Contrahiren sich diese Retractoren gleichzeitig und ohne Nachgeben des als Halt fungirenden Gelenkmuskels, so wird die Stilettsciere in toto etwas zurückgezogen, und zwar so weit, bis die abgeboogenen Theile der Backen an das Backenband des Mundkegels stossen (Taf. 3 Fig. 14). Erfolgt dagegen die Retractoren-Contraction unter gleichzeitigem Nachlassen des Gelenkmuskels, so werden die Stilette unter Ausschaltung der Gelenke mehr oder weniger tief in den Pharynx zurückgezogen (Taf. 3 Fig. 12 und Fig. 20). Während dieses Actes rücken die Gelenke weit aus-

einander, so dass der sich entsprechend expandirende Gelenkmuskel deutlich zum Vorschein kommt, und umgekehrt nähern sich die distalen abgebogenen Theile der Backen unter auffallender Drehung nach innen. Indem so die Sperrstellung der Stilette aufgehoben wird, gleiten sie ohne Schwierigkeit durch den so engen Saugmund. In der Regel aber werden sie nicht ganz, sondern nur so weit eingezogen, dass ein Theil der Backen noch aus der Mundöffnung herausragt. Die für die Retraction der Stilette so notwendige Annäherung der abgebogenen Backentheile wird, allem Anschein nach, abgesehen von der erwähnten durch gewisse Spornmuskeln vermittelten Drehbewegung, noch durch die eigenthümliche Anordnung der Retractoren unterstützt. Dadurch nämlich, dass diese zum grossen Theil der Pharynxwand dorsal und ventral entlang verlaufen, also unter einem gewissen Winkel sich an die Gelenke ansetzen, müssen sich bei ihrer Contraction die Backen unter Hebung der Gelenke einander nähern. Die Vorstreckung der retrahirten Stilette geschieht, wie schon oben p. 37 erwähnt wurde, nicht etwa durch besondere Protractoren, sondern dadurch, dass sich der Pharynx in seiner Längsachse verkürzt und so auf die in den Stilettthöhlen angesammelte Flüssigkeit drückt. Indem zugleich während der Vorstreckung der Gelenkmuskel sich contrahirt, und in Folge dessen die Gelenke einschnappen, kehrt die Stiletttscheere zur ursprünglichen Ruhestellung zurück. Sowohl das Vorstossen der Stilette unter Einschnappen der Gelenke, als auch ihr Zurückziehen unter Ausschaltung letzterer geschieht plötzlich, ruckweise, so dass es keine leichte Aufgabe ist, sich über die einzelnen, den Gesammtact bedingenden Bewegungen klar zu werden. Ich habe nun dieses Zurückziehen und Vorstrecken sowohl am intacten Thiere, als auch am frei präparirten Pharynx in zahlreichen Fällen beobachtet und beide Acte mit Einer Ausnahme stets in solch vollendeter Weise, das heisst in einem Ruck, sich abspielen sehen. In jenem Einem Falle, wo die Stilette offenbar abnorm tief in den Pharynx retrahirt worden sein mussten, war aber das dorsale Stilett beim Vorstrecken, anstatt durch die Stilett- und Mundöffnung, in die ventrale Pharynxwandung gerathen, hatte diese und die anliegende Leibeswand durchbohrt und konnte nun wegen der Widerhaken sowie der abnormen Lage nicht mehr frei werden. Bildet auch dieser Fall eine Ausnahme, so zeigt er doch, wie vollkommen die Mechanismen ausgearbeitet sein müssen, welche selbst am frei präparirten Organe in der Regel das sichere Aus- und Einziehen der zugleich stechenden, schneidenden und sägenden Stiletttscheere gewährleisten. Lange habe ich mich mit der Frage beschäftigt, wozu überhaupt diese Möglichkeit des Einziehens und Vorstreckens der Stilette dienen möge, an der Hand welchen Bedürfnisses sich dieser Act in so vollendeter Weise ausgebildet habe, und implicite welche Function im Stande war, so mächtige Muskeln wie die Stilettretractoren zu schaffen, deren weitere Leistung, nämlich die Stiletttscheere in toto zurückzuziehen, dazu wohl kaum ausgereicht hätte. Bei den Befreiungsversuchen des Parasiten sind sie durchaus untheiligt, indem in erster Linie die Längsmuskulatur des Stammes und in geringerem Grade auch die Pharynx-Retractoren die Kräfte hierfür liefern, und gegenüber solchen Kräften können die Stilettretractoren, wie mächtig sie auch als Stilettmuskeln erscheinen mögen, nichts ausrichten. Ihre Aufgabe ist denn auch eine ganz andere und zwar eine, wie sich aus dem Folgenden



ergeben wird, durchaus entgegengesetzte. Einen der wichtigsten Lebensacte unseres Parasiten bildet zweifellos das Anstechen des Wirthes, sei es das erste Mal nach seiner vollendeten Entwicklung, sei es das wiederholte, nachdem er seinen bisherigen Wirth aus irgend einem Grunde zu verlassen gezwungen war. Denn von dem Gelingen dieses Anstechens und der dadurch geschaffenen Möglichkeit, Blut zu saugen, hängt ja seine Existenz ab. Ich habe schon im Vorhergehenden erwähnt, dass Thiere, welche sich von der abgeschnittenen Flosse zu befreien im Stande gewesen waren, in der Regel nach kurzer Zeit den Pharynx sammt dem Stoma retrahiren, und in diesem Falle werden die Stilette bald in der Ruhestellung, bald in den Pharynx zurückgezogen angetroffen. Letztere Position halte ich aber für diejenige, in welche aus der Ruhestellung übergegangen werden muss, wenn das Anstechen überhaupt gelingen soll. Denn wenn bei diesem Acte, wo theils durch den Zug der Pharynx-Protractoren, theils durch die eigene federnde Kraft der Mundkegel hervorgeschneilt wird, die Stilette in der Ruhestellung verblieben, so könnten sie eben so wenig in das Flossengewebe eindringen wie eine gespreizte und überdies an ihren Backen nach aussen gekrümmte Scheere. Wohl kann aber dies Eindringen vor sich gehen, wenn die Stilette retrahirt und die Backen aneinander gelagert waren. Und nachdem so die Stilette das Flossengewebe durchbohrt haben, dann erst schnappen die Gelenke zur Scheeren- oder Ruhestellung ein. Man könnte dem entgegenhalten, dass diese zum Anstechen erforderliche Aneinanderlagerung der Backen auf eine viel einfachere Weise dadurch hätte erreicht werden können, dass die Stilette in der Scheerenstellung durch die noch zu beschreibenden Scheerenschliesser geschlossen und eine Zeit lang im Schlusse gehalten werden. Das ist richtig; aber die Scheerenschliesser arbeiten, wie wir unten p. 43 sehen werden, ruckweise, ihre Contractionen sind blitzartig; nie habe ich die Scheere mittelst ihrer Schliesser in andauernden Schluss versetzt gesehen. Und wozu würden dann überhaupt von so vielen befreiten Thieren die Stilette unter Aufhebung der Scheerenstellung eingezogen? Wie in einem andern Theile dieser Schrift (vergl. unten »Biologisches und Physiologisches«) genauer geschildert werden soll, pflegen sich befreite Parasiten nicht nur auf intacten *Myrus*, sondern auch auf ausgeschnittenen Flossenstücken wieder einzubohren. Diese Wiederbefestigung auf Flossenstücken benutzte ich nun, um den Act der Stilett-Einbohrung unter dem Mikroskop zu verfolgen. An durchsichtigen Flossenstücken und bei Supination des Parasiten gelang mir denn auch wenigstens die Eine entscheidende Beobachtung, dass die Stilette in der That mit den Backen enge aneinander liegend in das Flossengewebe eingestochen und erst nachträglich durch zahlreiche Contractionen der weiterhin zu beschreibenden Scheerenöffner gespreizt werden, und zwar so lange bis die normale Sperrstellung oder Ruhestellung erreicht ist. Leider gestattete die nothgedrungen durch das Flossen-Präparat hindurch anzustellende Untersuchung sowie die unumgängliche starke Vergrösserung kein tieferes optisches Eindringen. Weder die Stellung der Gelenke, noch der Ort, von dem aus die Stilette vordrangen, konnte in das Gesichtsfeld gebracht werden, um so auch durch die Beobachtung zu entscheiden, ob im Initialstadium des Wiederanstechens die Gelenke ausgeschaltet sind.

Die Stilettretractoren hätten nach alle dem zwei Aufgaben zu erfüllen: erstens die, die



Stiletttscheere als solche, soweit als es die Spreizstellung zulässt, zurückzuziehen; dies kommt für den Parasiten beim Erweitern und Vertiefen der geschlagenen Wunden in Betracht. Ihre weitere und ungleich wichtigere Aufgabe ist aber die, die Stilette unter Ausschaltung der Gelenke in den Pharynx zurückzuziehen, und der Zweck dieses Zurückziehens ist, die Stilette in die zum Anstechen geeignete Position zu bringen. Wenn auch unser Parasit in seiner jetzigen Ausbildung, wo ihm in Folge der Widerhaken die Befreiung aus der Flosse so schwer fällt, ohne triftigen Grund wohl nie den einmal besetzten Wirth verlassen wird, so ist das doch früher, als sich diese Widerhaken noch nicht oder noch nicht in so hohem Grade ausgebildet hatten, wohl anders gewesen. Und damals, als *Ich.* noch häufiger Körperstellen des Wirthes oder den Wirth selbst wechselte, damals haben sich wohl auch die Stilettretractoren zu ihrer so auffallenden, noch heute erhaltenen Mächtigkeit entwickelt.

Ich komme nun zu den »Stiel- oder Spornmuskeln«. Vier Stränge, welche sich in jedem der beiden Stilette am kurzen Sporn inseriren und beim dorsalen Stilette nach rechts, beim ventralen nach links ziehen, um sich unter verschiedenen Winkeln an die Pharynxwandungen anzusetzen, lassen über die Natur ihrer Wirkungsweise keinen Zweifel aufkommen: ihre Contraktionen müssen Stiele und Backen voneinander entfernen, es sind die »Scheerenöffner« (Taf. 3 Fig. 13 *StSchÖf* und *StSchÖm* sowie Textfigur 11). Auch durch Beobachtung des lebenden Thieres konnte ich mich davon überzeugen, dass die Contraction dieser Muskeln die Öffnung der Scheere zur Folge hat. Es wurde schon im vorigen Kapitel (p. 25) hervorgehoben, dass der elastische, in zahlreiche Falten gelegte Mundkegelfortsatz (Taf. 3 Fig. 11 *MKF* oder *StBB*), ähnlich einem um die Backen einer gewöhnlichen Scheere gestreiften Gummiband, die Excursionen der Stiletttscheere begrenzt und diese zugleich automatisch in die Ruhestellung zurückzuführen strebt. Dank dieser Einrichtung brauchten also, wenn es nur darauf ankäme, die Stiletttscheere mit annähernd derselben Kraft zu schliessen, wie sie geöffnet wurde, Antagonisten der Öffner, nämlich »Scheerenschliesser« gar nicht vorhanden zu sein. Lange war ich denn auch der Ansicht, dass dem so sei, um so mehr, als Muskeln, die sich in etwa eben so unzweifelhafter Weise als Schliesser documentirt hätten, wie jene als Öffner, nicht nachzuweisen waren. Was nun aber diese Ansicht zum Wanken brachte, war das Studium der functionirenden Stiletttscheere. Wie man sich aus dem Vorhergehenden erinnert, erscheint die Scheere im Ruhezustande nicht etwa geschlossen, sondern in zwei aufeinander annähernd rechtwinklig stehenden Ebenen gespreizt, das heisst sie ist in diesem Zustande in der Frontalebene halb geöffnet, und es spreizen ausserdem in der Medianebene ihre Backen. Wird nun vom Thiere die Scheere in Action gesetzt, so spielen sich die einzelnen Acte nicht etwa in solcher Reihenfolge ab, dass sich zuerst die Scheerenöffner contrahiren, um die bereits gespreizte Scheere noch stärker zu spreizen, sondern es macht sich umgekehrt als Initialbewegung ein überaus kräftiger Schluss der Scheeren geltend, demgegenüber die nachfolgende Öffnung, wie energisch und rasch sie auch noch immer erfolgen mag, doch an Intensität erheblich nachsteht. Auf Grund dieser Beobachtungen stand aber fest, dass die eigentlichen Scheeren-Motoren Schliesser sein müssen, welchen die Öffner nur als schwächere

Antagonisten gegenüberstehen können, und es galt daher diese Scheerenschliesser aufzufinden. Nur Ein Muskelpaar konnte in Frage kommen, und zwar ein solches, das ich bis dahin, ohne die specielle Functionsweise beobachtet zu haben, wegen des Modus seiner Insertion für ein zweites Paar von Stilettretractoren gehalten hatte. Jeder dieser mächtigen Muskel inserirt sich an der Basis des langen Sporns und zwar auf der Innenseite des Sporns, also beim dorsalen Stilett ventral, beim ventralen Stilett dorsal (Taf. 3 Fig. 13 und 14 *StSchSd* und *StSchSr* sowie Textfigur 11.). In höchst eigenthümlicher Weise verläuft er von diesem Insertionspunkte ab derart nach aussen gebogen, dass eine Art Halbkreis eingeschlossen wird, um schliesslich unter fächerförmiger Verbreiterung seitlich mit den Pharynxwandungen zu verschmelzen. In diesem seinem Verlaufe kreuzt er den über, resp. unter ihm hinwegziehenden Stilettretractor: über oder unter, je nachdem wir das dorsale oder ventrale Stilett in's Auge fassen. Da die in Rede stehenden Muskeln nicht wie die oben beschriebenen Stilettretractoren nahezu in der Principalachse, sondern von dieser Achse stark abgelenkt, nämlich derjenige des dorsalen Stiletts nach rechts, derjenige des ventralen nach links verlaufen, so ist klar, dass bei ihrer Contraction mit der fraglichen Zurückziehung der Stilette zwar zugleich eine Scheerenbewegung dieser erfolgen müsste, aber im Einklange mit ihrem den beschriebenen Scheerenöffnern parallelen Verlauf würde diese Bewegung nicht etwa Schluss, sondern umgekehrt Öffnung der Scheere zur Folge haben! Während so einerseits aus der Topographie dieser Muskeln ihre Natur als Stilettretractoren und Scheerenöffner zugleich hervorzugehen schien, andererseits aber eine solche Function durch Beobachtung der thätigen Scheere nicht bestätigt werden konnte, kam ich durch Verbesserung der Untersuchungsmethoden zum Nachweise einer Einrichtung, welche diesen Widerstreit in einem ganz neuen Lichte erscheinen liess. Ich fand nämlich auf der Aussenseite eines jeden der uns beschäftigenden Muskeln eine sich ihm ungefähr bis zur Hälfte seines Verlaufes anschmiegende, und daher ebenfalls halbkreisförmige, kräftige Spange. Während sich diese rostral, wie der Muskel, am langen Sporne ansetzt, biegt sie caudal unter federartiger Krümmung nach vorn ab, um mit diesem gekrümmten und zerfaserten Ende sich an den Pharynxwandungen zu befestigen (Taf. 3 Fig. 13 *StSchSR*). Diese offenbar als Rolle fungirende Spange besteht aus derselben im frischen Zustande gelblichen und stark glänzenden Gerüstsubstanz, wie die mehrfach erwähnten, zwischen den Stilettmuskeln eingestreut liegenden, fadenartigen Sehnen. Ihre Wirkung wird jedenfalls noch dadurch verstärkt, dass sie der von der Stilettflüssigkeit erfüllten Stilettöhle hart anliegt. Ein Blick auf unsere Taf. 3 Fig. 13 genügt, um einzusehen, wie dank dem Vorhandensein dieser Rollen die Contraction der darüber laufenden Muskeln die Annäherung der Stile und der Backen zur Folge haben muss, dass wir also in diesen Muskeln die Scheerenschliesser vor uns haben. Und schliesslich ist es mir auch gelungen, mich am lebenden Thiere davon zu überzeugen, dass es in der That diese Muskeln sind, welche die Stilett-scheere zum Schliessen bringen. Wodurch aber wurde diese so eigenthümliche Lagerung und Complication der Scheerenschliesser verursacht? Warum verlaufen sie als Antagonisten der Scheerenöffner nicht entgegengesetzt mediad? In Bezug auf die Beantwortung dieser Frage kann man nicht lange

zweifelhaft bleiben: es ist das Vorhandensein der Schlundröhre, welches einem solchen mediad gerichteten Verlaufe im Wege stände, und so sehen wir, dass es wie bei den Stilettretractoren auch bei den Scheerenschliessern lediglich Anforderungen des Raumes sind, welche für ihre auffallenden Bau- und Lagerungsverhältnisse maassgebend waren. Auch die Scheerenschliesser scheinen ihre besonderen Ganglien zu haben. Als solche betrachte ich nämlich zwei compact gefügte, nierenförmige, zwischen den Ganglienzellen der Pharynx-Dilatatoren und den Ganglien der Stilett-Retractoren gelegene Zellklumpen (Taf. 3 Fig. 15 *Gn*).

Weiter konnte ich bei jedem Stilett einen Muskel nachweisen, der sich an der Aussenseite des langen Sporns inserirt und nicht wie die bisher betrachteten Spornmuskeln vorwiegend in der Frontalebene, sondern mehr parallel der Medianebene verläuft. Durch seine Contraction muss die in der Medianebene bereits durch die Backenkrümmung hervorgerufene Spreizstellung der Stilette gesteigert werden, und demgemäss kämen sie neben den frontalen als »mediale Scheerenöffner« in Betracht (Taf. 3 Fig. 13 *StSchÖm* und Textfigur 11). Endlich bleibt noch einiger Muskeln zu gedenken, welche zwar in keiner directen Verbindung mit den Stiletten stehen, daher auch für keine ihrer speciellen Excursionen in Betracht kommen, aber doch als »Leitmuskeln« oder als Führungen nach Art der Bänder für die Gesamtfuction der Stilettscheere sicherlich eine grosse Bedeutung haben. Solcher Leitmuskeln finden sich zunächst 3, und zwar 2 vordere und ein mittlerer an jedem Stilettretractor (Taf. 3 Fig. 14 *StRL*) und 3 oder 4 enge aneinander gerückte im vorderen Bereiche eines jeden Scheerenschliessers (Taf. 3 Fig. 14 *StSchSL*).

Ich habe im Vorhergehenden an der Hand der Beschreibung ihrer Muskulatur, wie ich glaube, in ziemlich erschöpfender Weise, sowohl die Bewegungs-Möglichkeiten des einzelnen Stiletts, als auch diejenigen der zur Scheere combinirten Stilette dargelegt. Wir haben gesehen, wie durch die Stilettretractoren unter Aussehaltung der Gelenke die Stilette bis zu einem gewissen Grade in den Pharynx zurückgezogen und wie sie sodann durch Verkürzung des Pharynx und unter gleichzeitigem Einschnappen der Gelenke wieder vorgestossen werden können. Es hat sich so die Möglichkeit des Zurückziehens der Stilette als eine der wesentlichsten Bedingungen für den im Leben des Parasiten eine so wichtige Rolle spielenden Act des Anstechens des Wirthes ergeben, bei welchem Anstechen ausserdem die Federkraft des Mundkegels erheblich mitwirkt. Weiter haben wir in den Scheerenschliessern die mächtigen Motoren kennen gelernt, welche die in der Ruhestellung gespreizte Stilettscheere zum Schlusse bringt, und da diese Schliessbewegung die Initialbewegung darstellt, so konnte den entfernt nicht so kräftig ausgebildeten Scheerenöffnern (neben ihrer Aufgabe die Scheere in der Ruhestellung zu erhalten) nur die Rolle von Antagonisten der Scheerenschliesser zugeschrieben werden. Es sei hiezu nochmals betont, dass alle diese Stilett- oder Scheerenbewegungen nicht etwa nur aus dem Vorhandensein der betreffenden Muskeln erschlossen wurden, sondern dass sie auch in zahlreichen Fällen, sei es an intacten noch in der Flosse steckenden Thieren, sei es an freien Thieren, sei es endlich am frei präparirten Pharynx zur Beobachtung kamen. Und nach dieser Recapitulation des Hauptsächlichen will ich nun zur Frage übergehen,



welche Bedeutung der Scheerenbewegung in der Öconomie unseres Parasiten zukommt. Das Rückziehen, resp. das Vorstrecken der Stilette ist ja ohne Weiteres verständlich: es ermöglicht das Anstechen des Wirthes; auch die Combination der Stilette zur Scheere, insofern als diese in der Ruhestellung verharret, lässt sich erklären, indem ja diese Ruhestellung durch die oben dargelegte doppelte Spreizung eine für den Parasiten nützliche Sperrvorrichtung darstellt. Aber wozu die Scheerenbewegungen und die mächtige in ihrem Dienste stehende Muskulatur? Das Studium ihrer Form hat ergeben, dass die Stiletbacken, also diejenigen Theile der Stilette, welche in das Fleisch des Fisches eindringen, Löffel mit scharfen Rändern darstellen, ähnlich denjenigen, welche dem Chirurgen als sogenannte scharfe Löffel zum Auskratzen gewisser Organe dienen. Nur mit dem Unterschiede, dass die Stilette zugleich in sehr scharfe Spitzen auslaufen, welche sie ähnlich den Stichwaffen der Syllideen zum Anstechen geeignet macht. Verfolgt man am lebenden Thiere die Scheerenbewegungen der Stilette, so ergibt sich, dass die Excursionen der Backen, sei es bei der Öffnung, sei es bei dem Schlusse der Scheere, nicht etwa parallel einer Ebene, sondern dank ihrer Spreizstellung und dem Kugelgelenke in kreisförmiger Bahn erfolgen, wobei zugleich eine partielle, durch gewisse Spornmuskeln bewirkte Drehung der Backen um ihre Längsachse zur Geltung kommt. Trifft der Parasit bei seinem erstmaligen Anstechen gleich ein Blutgefäss, so werden wenige die Wunde erweiternde Scheerenbewegungen genügen, um das Blutsaugen zu ermöglichen. Hat er dagegen die Richtung zum Gefässe verfehlt oder ist er an eine Stelle gelangt, wo die Körperwandungen des Wirthes verdickt sind, so muss er sich erst Bahn zum Gefässe, sei es seitlich, sei es in die Tiefe bohrend, schaffen, und zu diesem Behufe sind jedenfalls die nach Art der scharfen Löffel schneidenden und kratzenden Stilette in hohem Maasse geeignet. Häufig genug kann man sich denn auch an den Wohnthiere unseres Parasiten von den Wirkungen seiner formidablen Waffe überzeugen, indem beträchtliche Excoriationen und Ecchymosen (Taf. 1 Fig. 2—5) die Stellen bezeichnen, wo die Parasiten ihrem Sauggeschäfte obliegen oder oblagen. Dass diese bei ihrem Anstechen keineswegs immer gleich ein Gefäss treffen, davon habe ich mich durch die folgende Beobachtung überzeugen können. Zwei Exemplare, welche sich befreit hatten, wurden von mir auf einen nicht inficirten *Myrus* gesetzt, auf dessen Rückenflosse sie sich auch schon nach wenigen Secunden einbohrten. Nach 1 Stunde wurden die betreffenden Flossenstücke ausgeschnitten, und unter dem Mikroskope wurde festgestellt, dass das eine Exemplar ein Blutgefäss getroffen und Blut gesogen hatte, hingegen das andere zwischen zwei Gefässen stak, von welchen das eine etwa  $1\frac{1}{2}$  und das andere  $2\frac{1}{2}$  mm vom Saugmund des Parasiten entfernt war. Ausser diesem Reißen und Erweitern von Wunden dient aber die Scheerenbewegung augenscheinlich auch dazu, die einmal geschaffene Wunde offen zu halten; denn bei der ausserordentlichen Kleinheit des Saugmundes könnte schon durch minimale Gewebefetzen oder durch Anhäufung von Blutscheiben das Sauggeschäft beeinträchtigt oder gar unmöglich gemacht werden. In der That fand ich bei mehreren Parasiten, welche lebend, in der Flosse steckend beobachtet wurden, eine solche Stauung von Blutscheiben und konnte auch constatiren, dass diese Stauung



durch die Scheerenbewegung der Stilette verringert wurde. Wenn auch diese beobachteten Stauungen darin ihren Grund hatten, dass an der abgeschnittenen Flosse die Blutcirculation aufgehoben war, so zeigen sie doch, wie der Parasit zu reagiren vermag, für den Fall, dass am unverletzten Wirthe eine solche Blutstauung eintritt. Es könnte scheinen, als ob allen diesen Übelständen in so viel einfacherer Weise, insbesondere ohne Nöthigung zu einer Ausbildung von Scheerenbewegungen von Seiten des Parasiten zu begegnen gewesen wäre, nämlich dadurch, dass er aus der direct zum Saugen ungeeigneten oder ungeeignet gewordenen Stelle des Fisches seine Stilette jeweils zurückzieht und so lange andere Stellen ansticht, bis er auf eine passende stösst. Es mag eine Zeit gegeben haben, ja ich bin sogar davon überzeugt, es hat eine Zeit gegeben, wo *Ich.* derart verfuhr, und zwar war das zur Zeit, wo die Stilettbacken noch nicht mit Widerhaken besetzt waren. Seitdem aber die letzteren zur Ausbildung gelangt sind, ist für *Ich.* das Rückziehen der Stilette in der Regel zu einer schwierigen, und in vielen Fällen zu einer unmöglichen Aufgabe geworden. Ich verweise in Bezug darauf auf die verschiedenen Stellen, wo im Vorhergehenden schon von den Folgen der Widerhaken die Rede war (insbesondere auf pag. 32), sowie auf den Biologischen Theil, wo über die Möglichkeit des sich Befreiens aus der Flosse exactere Angaben zu finden sind.

Es wurden im Vorhergehenden zunächst die Stilette einzeln beschrieben; sodann wurden sie zur Stiletttscheere combinirt in's Auge gefasst und an der Hand der Muskulatur die Bewegungs-Möglichkeit dieser Scheere erörtert; weiter folgten Anseinandersetzungen über den Zweck der Scheerenbewegungen, so dass jetzt nur noch Eine Function der Scheere, und zwar ihre Hauptfunction im Zusammenhange darzustellen bleibt, nämlich das Anstechen des Wirthes. Ich sage im Zusammenhange, weil bei diesem Acte ausser der Stiletttscheere auch Mundkegel und Pharynx betheiligt sind, wie ja in den diese Organe behandelnden Kapiteln (vergl. p. 20 und 26) zur Erklärung der betreffenden Einrichtungen schon hervorgehoben werden musste. Nachdem festgestellt war, dass Parasiten, welche sich aus den Flossen befreit hatten, sich auch wieder auf solchen einzubohren vermögen, habe ich, so weit als möglich, diese Wiederbefestigung unter dem Mikroskop verfolgt und dabei die schon oben (p. 42) im Anschlusse an die Schilderung der Stilettretractoren erwähnte, bedeutsame Beobachtung gemacht, dass die Stilette mit zusammengelegten Backen in das Flossengewebe eingestochen werden, bedeutsam, weil sich schon aus verschiedenen Organisations-Verhältnissen der Stiletttscheere eine solche Stellung als die beim Anstechen nothwendige hatte folgern lassen. Um zum Anstechen bereit zu sein, müssen die Parasiten zuvor den bei ihren Befreiungs-Anstrengungen hervorgezerrten Mundkegel wieder einziehen, was theils durch die Retractoren des (mit dem Mundkegel verbundenen) Pharynx, theils durch die Retractoren des Saugnapfes bewirkt wird. Die Stilette sind unter Aufhebung der Scheerenstellung, also unter Ausschaltung der Gelenke, in den Saugmund retrahirt, und ihre Backen liegen hart aneinander. Im Momente des Anstechens wird durch Contraction der Pharynx-Protractoren Pharynx und Mundkegel hervorgezogen, und durch die Federkraft seiner cuticular verdickten Hülle schnellt sodann der Mundkegel mit den Stiletten gegen die Flosse. Gleichzeitig werden durch Contraction der

Pharynx-Compressoren, resp. durch deren Druck auf die Stiletthöhlen-Flüssigkeit die Stilette vorgedrängt, wobei ihre Gelenke zur Scheerenstellung einschnappen. Hierauf wird durch Contractionen der Scheeren-Öffner die beim Eindringen in das Flossengewebe geschlossene Scheere geöffnet, und zwar so weit, bis sie ihre Sperr- oder Ruhestellung erreicht hat. Nachdem nun durch diese Sperrstellung sowohl, als auch durch die Widerhaken der Stilette die Befestigung der Scheere gesichert ist, zieht der Parasit vermittelt seiner Pharynx- und Saugnapf-Retractoren den Mundkegel unter Saugnapfbildung wieder ein, und da die Stilette hierbei nicht nachgeben, so wird der von diesen eingenommene Flossenabschnitt mit in den Saugnapf hineingezogen, dessen conisch geformtem Hohlraum er sich genau anschmiegt und als sogenannter Flossenkegel, wie schon oben p. 24 beschrieben wurde, abschliesst. Ebendort wurde auch schon dargelegt, wie durch eine Grube des Flossenkegels, in welche der Mundkegel hineinpasst, ein zweiter und durch eine die ganze Kopfregion umfassende Flossenhöhle ein dritter Abschluss erzielt wird.

Schliesslich möge noch im Interesse derjenigen, die etwa nach mir den Scheerenapparat von *Ich.* einer Untersuchung unterziehen, meiner Methoden gedacht werden. Will man das Thier möglichst in seiner normalen Thätigkeit beobachten, so schneidet man ein passendes Stück der mit dem Parasiten behafteten Flosse (am besten der dünnen Rücken- oder Bauchflosse) ab und bringt es mit und auch ohne Deckglas unter das Mikroskop. An solchen Präparaten können im günstigen Falle die normalen Scheerenbewegungen, vor allem aber die so stürmischen Befreiungsversuche beobachtet werden. Wünscht man den Mundkegel andauernd ausgestreckt, so trennt man den Kopf nebst 2—3 Segmenten vom Rumpfe ab, wodurch die Wirkung der Saugnapf- und Pharynx-Retractoren ausgeschaltet wird, und so der Kegel permanent vorgestreckt bleibt. Durch abwechselndes Absaugen und Zufügen von Wasser, das heisst durch Wechsel des Druckes (wobei aber das Deckglas für einen Minimaldruck mit Wachsfüsschen zu versehen ist), kann man das Vorstrecken und Rückziehen der Stilette provociren. Für das Studium der Stilettmuskulatur ist es vortheilhaft, den Pharynx ohne Verletzung frei zu präpariren, was nach einiger Übung mit Hülfe feiner Nadeln leicht zu erreichen ist. Sehr günstige derartige Präparate erhielt ich, wenn der frei präparirte Pharynx oder auch die vordersten Segmente in Seewasser unter Deckglasdruck über Nacht in der feuchten Kammer geblieben waren, indem die vorher contrahirten Muskeln unter diesen Bedingungen erschlaffen und so die topographische Übersicht erleichtern. Zum gelegentlichen Anästhesiren benutzte ich Cocain in Seewasser (2%), von dem man ein paar Tropfen seitlich zufließen lässt; zur Aufhebung der Anästhesie genügt es, das Cocain wieder abzusaugen und frisches Seewasser zufließen zu lassen. Zur Untersuchung der Wiederbefestigung wählt man durchsichtige Flossenstücke und bringt den Parasiten erst unmittelbar, bevor die Beobachtung beginnt, unter das Flossenstück.

### d. Der Mitteldarm.

Der Mitteldarm von *Ich.* weist an den Segmentgrenzen sehr starke Einschnürungen, innerhalb der Segmente dagegen sehr umfangreiche Ausbuchtungen auf. Und diese Ausbuchtungen oder segmentalen Taschen (Taf. 1 Fig. 7, Taf. 4 Fig. 2, Taf. 9 Fig. 4, Taf. 10 Fig. 5 und 6 *DTs*) sind nicht etwa auf die Leibeshöhle des Stammes beschränkt, sondern setzen sich auch in Form verschieden umfangreicher Divertikel in die Parapodien und Cirren fort. (Taf. 1 Fig. 7, Taf. 4 Fig. 2, Taf. 9 Fig. 4 und 5, Taf. 10 Fig. 4—7 *DD*.) Das regelmässige Auftreten der Taschen beginnt im 4. Segmente, von wo aus sie entsprechend dem Verhalten der übrigen Organe bis zur Körpermitte allmählich an Volumen zunehmen, um weiterhin ebenso wieder ihr Volum zu vermindern, bis sie schliesslich im Bereiche des Körperendes nahezu verschwinden. Der vor dem 4. Segmente gelegene Abschnitt des Mitteldarms ist etwas complicirter gestaltet. Er besteht nämlich aus einem mittleren, sich durch das 2. und 3. Segment erstreckenden Rohre, welches die Verbindung mit dem Pharynx herstellt, und aus 2 seitlichen, bis in das Kopfsegment hineinragenden Taschen, welche lateral, wenigstens im 2. und 3. Segment, ähnliche, aber nicht so voluminöse Divertikel in die Parapodien und Cirren abgeben, wie die segmentalen Darmtaschen (Taf. 4 Fig. 1 und Taf. 8 Fig. 12 *MD*, *DTc* und *DD*). Zwischen diesem mittleren Rohre und den cephalen Taschen liegen die mächtigen hämophilinen Schlunddrüsen, und diese sind wohl auch die Ursache der eigenthümlichen Anordnung, indem sie eben einer directen Ausbuchtung des mittleren Rohres im Wege standen. Sodann kommt auch die Thatsache in Betracht, dass die ersten 4 Segmente der Septa entbehren, so dass die rostrale Erstreckung der cephalen Taschen ungehindert vor sich gehen konnte. In ihrer Lage erhalten werden letztere, abgesehen von ihren seitlichen Divertikeln, durch mehrere Muskelstränge, welche aus den Wandungen des Prostomiums entspringen und sich mit den spitz zulaufenden rostralen Enden der Taschen verbinden. Vom 4. Segment ab wird der Mitteldarm vorwiegend durch die zwischen seinen segmentalen Taschen ausgespannten Dissepimente fixirt. Diese erweisen sich zwar, wie ausführlich im Abschnitte »Dissepimente« gezeigt werden soll, was ihren peritonealen Theil betrifft, nur als sehr schwächliche Membranen; aber dadurch, dass ihnen auf beiden Seiten zahlreiche, zum Theil sehr ansehnliche, transversal vom Rücken zum Bauche verlaufende Muskelstränge aufliegen, vermögen sie gleichwohl einen kräftigen Halt zu bieten (Taf. 2 Fig. 6, Taf. 9 Fig. 2, 4 und 5 *Dt*). Besonders auffallend sind diese Muskeln da, wo das Septum den segmental eingeeengten Darm umfasst. Sie bilden da nämlich elliptische, mit den intestinalen Wandungen innig verbundene Ringe (Taf. 2 Fig. 6, Taf. 10 Fig. 2 und 7 *MDSph*), deren Hauptaufgabe offenbar darin besteht als Sphincter zu wirken, also die Darmkammern eventuell gegeneinander abzuschliessen. Es ist nicht schwer, sich durch Beobachtung des lebenden Thieres von dieser Möglichkeit zu überzeugen, weil in einzelnen Segmenten die Sphincteren sich abwechselnd zu schliessen und zu öffnen pflegen.



Ihre Hauptaufgabe; denn ausserdem kommen die Sphincteren unzweifelhaft auch bei der Autotomie in Betracht, welche, wie schon erwähnt wurde, in der Existenz von *Ich.* eine so häufige Erscheinung bildet. Es kommt zuweilen vor, dass Exemplare während der Conservirung autotomiren, und solche sind für das Studium der Sphincteren besonders günstig. Taf. 4 Fig. 5 stellt zwei derart spontan zerfallene (nur durch eine Darmbrücke verbundene) Segmente dar, und es ergibt sich ohne Weiteres, dass der Sphincter nicht etwa aus Einem, sondern aus vier Muskelringen besteht, und dass die autotomische Trennung zwischen diesen Ringen hindurch erfolgt. In den abgebildeten Segmenten waren es die Ringe 3 und 4, zwischen welchen die Spaltung erfolgt war; aus anderen Stellen desselben Präparats geht aber hervor, dass die Spaltung auch zwischen beliebigen anderen Ringen vor sich gehen kann. Die Ringe bestehen nicht aus ringsum continuirlich verlaufenden Fasern, sondern aus je 2 Stücken, welche dorsal und ventral in der Medianlinie sowohl untereinander, als auch mit der darüber liegenden Längs-Muskulatur des Stammes verbunden sind. Da wo diese Verbindung erfolgt, erscheinen die Halbringe spatelförmig verbreitert und etwas nach oben (resp. unten) und aussen umgebogen (Taf. 4 Fig. 6). Die Befestigung ihrer so gestalteten Enden geschieht allem Anscheine nach durch Verkittung; aber durch keine sehr innige, indem mit der autotomischen Trennung der Sphincteren häufig ein Bersten sowohl dorsaler, als auch ventraler Ringenden einhergeht. Solche Fälle, wo die spatelförmig verbreiterten Enden sehr weit voneinander abstehen, sind für das Studium ihrer Form besonders geeignet; ihr Vorhandensein lässt sich aber auch bei intacten Übersichtspräparaten nachweisen, wo sie sich bei Einstellung des Focus auf die Medianlinie der Segmentgrenzen sowohl dorsal, als auch ventral als wasserhelle rundliche Flecke scharf von der Umgebung abheben (Taf. 5 Fig. 2, 3 und 5, 6 *MDSpk*). Ausser den Dissepimenten kommen als Halt für den Darm noch zahlreiche innerhalb der Segmente aus den Leibeswandungen entspringende und theils dorso-ventrad, theils ventro-dorsad verlaufende Muskelstränge in Betracht, welche sich insbesondere da inseriren, wo die verschiedenen Divertikel von den Darmtaschen abgehen (Taf. 10 Fig. 5 und 6 *DS*). Von diesen Divertikeln sind weitaus die voluminösesten diejenigen der Parapodhöhlen. Sie zerfallen selbst wieder in 3 bauchige Abtheilungen, wodurch es ermöglicht wird, dass alle nicht vom Chätopodium eingenommenen Räume ausgenützt werden können (Taf. 4 Fig. 2, 3 und Taf. 9 Fig. 8 *DD* in *Pd*). Ihre Communication mit den Darmtaschen wird durch einen sehr geräumigen Spalt vermittelt, und es ist bezeichnend, dass sich gerade an dieser Stelle die im Vorhergehenden erwähnten, aus den Leibeswandungen entspringenden, transversal ventrad und dorsad gerichteten Muskelstränge vorwiegend inseriren, weil wohl durch diese Anordnung das Maass der Communication regulirt werden kann (Taf. 10 Fig. 6 *DD* und *DS*). Die Fixirung innerhalb der Parapodhöhle wird erstens durch die zipfelförmigen, mit den Parapodwandungen verwachsenen Enden der Divertikel und zweitens durch zahlreiche feine, aus jenen Wandungen entspringende Muskelfäden bewirkt (Taf. 9 Fig. 5 *DD*).

Viel geringeren Umfanges sind die Darmdivertikel der Cirren. Derjenige des dorsalen Cirrus füllt diesen nahezu seiner ganzen Länge nach aus, indem die übrigen in der Cirrus-

höhle befindlichen Körpertheile, also der Cirrusnerv und die Cirrusborste, nur einen minimalen Raum für sich in Anspruch nehmen (Taf. 1 Fig. 7, Taf. 4 Fig. 2, Taf. 9 Fig. 4 und 9, Taf. 10 Fig. 3—8 *DD* in *DC*). So kommt es, dass dieses Divertikel sich zum Cirrus wie der Finger zum Handschuhe verhält, das heisst dem Cirrus ähnlich gestaltet ist. Das Divertikel des ventralen Cirrus dagegen nimmt keinen so grossen Theil der Cirrushöhle ein, weil diese ausserdem noch mehreren anderen Organen Raum zu bieten hat. Entsprechend der kürzeren, plumperen Form dieser Cirren sind auch ihre Divertikel mehr sack- als schlauchförmig gestaltet (Taf. 4 Fig. 2, Taf. 9 Fig. 6 und 7 und Taf. 10 Fig. 2—5 und 8 *DD* in *VC*). Wie zwischen Parapodwandung und Parapoddivertikel, so verlaufen auch zwischen Cirruswandung und Cirrusdivertikel zahlreiche Muskelfäden, welche die beiderseitigen Organtheile in ihrer Lage erhalten. Im Gegensatze zu der sehr geräumigen und, abgesehen von den an sie herantretenden Muskeln, keinerlei besondere Form und Ausrüstung aufweisenden Communication zwischen Darmtasche und Parapoddivertikel stellen sich die entsprechenden Communicationen zwischen Darmtaschen und Cirrusdivertikeln als scharf kreisförmige, nur 12—16  $\mu$  im Durchmesser grosse Öffnungen dar, welche durch einen ringförmigen Muskel begrenzt werden. Es kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass wir in dieser Anordnung Sphincteren (Taf. 4 Fig. 7A und 7B *Sph*) zu erblicken haben, durch welche die Höhlen der Cirrusdivertikel gegen diejenigen der Darmtaschen abgeschlossen werden können.

Hinsichtlich seiner Structur erweist sich der Darm von *Ich.* sehr einheitlich. Im lebenden Zustande erscheinen seine Zellen als goldgelbe, ölige Kugeln mit zahlreichen 1—2  $\mu$  messenden gelben Körnchen, welche wahrscheinlich aus der Nahrung stammen; denn ganz identische Körnchen finden sich in den *Myrus*-Blutscheiben. Nach der üblichen Conservirung treten in den Darmzellen die Kerne scharf hervor, und an Stelle des vorher homogenen Zellplasmas erscheinen zahlreiche winzige Kügelchen (Taf. 2 Fig. 4 und Taf. 9 und 10 *MD*). In hohem Grade abweichend vom übrigen Darmgewebe sind ventrale Gebilde, welche segmental in der Medianlinie vom 9. oder 10. Segment an auftreten und sich in regelmässiger Folge bis zum Körperende wiederholen (Taf. 4 Fig. 4, Taf. 9 Fig. 5, Taf. 10 Fig. 3 und 4 *MDDr*). Anfangs aus wenigen Zellen bestehend, wachsen sie allmählich bis zur Körpermitte zu ansehnlichen, elliptischen, 50 bis 70  $\mu$  Durchmesser aufweisenden Klumpen heran, um von da wieder allmählich an Umfang abzunehmen, bis sie im Bereiche des Körperendes ebenso wie im Anfange nur noch aus wenigen Zellen bestehen. Diese Zellen sind ganz im Gegensatze zu jenen des übrigen Darmepithels scharf voneinander abgegrenzt, sehr compact und überaus verschieden an Grösse, und dementsprechend schwankt auch die Grösse ihrer durch umfangreiche Kernkörper ausgezeichneten Kerne. Was nun die Bedeutung dieser segmentalen Zellpakete betrifft, so erinnern sie in morphologischem Sinne durch die ventralmedianen Lage an die Darmrinne, resp. den Nebendarm gewisser Anneliden; aber diesem Vergleiche steht ihre Discontinuität im Wege. In physiologischem Sinne dürften sie wohl für die Verdauungsthätigkeit irgendwie in Betracht kommen. Ich vermag zwar diese Vermuthung durch keinerlei Versuche zu stützen; aber, dass die fraglichen Zellen-Complexe eine vom übrigen Darm-



epithel verschiedene Function auszuüben haben, das wird auch dadurch wahrscheinlich gemacht, dass sie sehr gierig Eosin aufnehmen, so sehr, dass sie in meinen mit Hämacalcium oder Hämalann und Eosin gefärbten Präparaten tief roth vom übrigen (blau gefärbten) Darne sich abheben. Ich nenne daher diese Gebilde Mitteldarm-Drüsen. — Noch sei hervorgehoben, dass der Darm von *Ich.* lediglich von einer sehr dünnen Peritonealmembran überzogen ist und einer eigenen Muskulatur vollständig entbehrt. Ein Structurunterschied zwischen Darm und Darmdivertikeln wird schon dadurch angedeutet, dass gegenüber dem Gelb des ersteren die letzteren stets farblos erscheinen, das heisst an der Verdauungsthätigkeit keinen oder doch nur geringen Antheil nehmen. Die Aufgabe der Divertikel besteht eben bei unseren der Gefässe und der Athemwerkzeuge entbehrenden Würmern wohl vorwiegend in der gefässartigen Leitung und Athmung der assimilirbaren Verdauungsproducte. Der Structurunterschied jener Theile gibt sich aber auch histologisch kund. Das Zellplasma der Darmtaschen und Divertikel ist nämlich auffallend chromophil, insbesondere da, wo die Taschen und Divertikel vom Darne abgehen. Ferner zeichnen sich ihre Zellen und Kerne durch die Grösse aus (Taf. 9 Fig. 6 und 7 *DD*), ein Verhältniss, welches in hervorragender Weise bei geschlechtsreifen Thieren (siehe unten Abschnitt Geschlechtsorgane), wo die Stoffwechselprocesse ihren Höhepunkt erreichen, zum Ausdruck gelangt. Eine besonders grosse Zelle findet sich constant am distalen Ende der Parapod- und Cirrusdivertikel (Taf. 9 Fig. 9 *DD*).

Als Darminhalt findet sich, je nachdem das zur Untersuchung dienende Thier kürzer oder länger vorher dem Sauggeschäfte obgelegen hatte, mehr oder weniger verändertes Blut. Im ersteren Falle lassen sich noch deutlich die Blutscheiben des Aales erkennen; allerdings verändert, indem sie anstatt des homogenen ein körniges Ansehen darbieten und zugleich ihre Kerne scharf hervortreten lassen. Ganz unverändert habe ich die Blutscheiben im Darne überhaupt nie angetroffen, auch dann nicht, wenn der Parasit, unmittelbar dem Wirthe entnommen, zur Untersuchung gelangt war. Darin aber unterscheidet sich *Ich.* wesentlich von *Hirulo*, indem im Darne des letzteren das Blut bekanntlich sehr lange unverändert bleibt. Es hängt das wohl damit zusammen, dass *Hirudo* nur gelegentlich saugt und daher grosse Nahrungsmengen aufzuspeichern gezwungen ist, wogegen *Ich.* als dauernd fixirter Parasit jeder Zeit nach Bedürfniss Nahrung aufnehmen kann. In den hinteren Darmpartien erscheint das gesogene und in Verdauung begriffene Blut meist als homogene, bräunliche Masse. Dass in den Parapod- und Cirrusdivertikeln nie solche Nahrung angetroffen wird, dass diese Theile wohl ausschliesslich assimilatorisch und respiratorisch wirksam sind, wurde bereits erwähnt.

Der Vorderdarm von *Ich.* fungirt, wie im vorhergehenden Kapitel dargelegt wurde, nach Art einer Saug- und Druckpumpe; die Untersuchung des Mitteldarms hat nun ergeben, dass die Möglichkeit solchen Fungirens auch noch auf ihn sich erstreckt. Es können nämlich die Darmtaschen erstens durch Contraction ihrer septalen Sphincteren gegeneinander abgeschlossen und zweitens durch Contraction und Expansion der Leibesmuskulatur comprimirt resp. expandirt werden. Damit sind aber alle Bedingungen gegeben, um die durch den rhythmischen Saugact in den Magendarm gelangte Blutwelle ebenso weiter leiten zu können, indem ja nur abwechselnd



eine gegebene Tasche unter Abschluss rostrad und unter Öffnung caudad comprimirt und unter Öffnung rostrad und Abschluss caudad wieder expandirt zu werden braucht. Die Ausrüstung der Cirrusdivertikel mit eigenen Sphincteren scheint mir, im Zusammenhang mit der Thatsache, dass ihr Inhalt ein vom Darmtaschen-Inhalt verschiedenes Ansehen hat, dafür zu sprechen, dass sie an dem rhythmischen Saugact, resp. an der directen Nahrungsaufnahme nicht betheiligt, also während dieses Actes gegen die Darmtaschen abgeschlossen sind. Aber während die Nahrungsaufnahme ruht, nach erfolgter Verdauung denke ich mir auch die Cirrussphincteren in Action, und je nachdem die Darmtaschen oder die Cirren (denn auch diese sind ja mit Muskeln versehen) comprimirt, resp. expandirt werden, muss der Darminhalt aus den Taschen in die Cirren oder aus den Cirren in die Taschen gelangen. Es liegt sehr nahe, anzunehmen, dass auch dieser Process einem Rhythmus unterliegt, und dadurch würde unser der Gefässe und Respirationsorgane entbehrender Parasit für diesen Mangel um so wirksamer entschädigt, als ja seine Nahrung aus einer für die assimilatorische Thätigkeit so günstig beschaffenen Flüssigkeit, nämlich aus Blut besteht. *Ich* stellt demnach einen exquisiten Fall jener Oberflächenvermehrung des Mitteldarmes dar, welchen QUATREFAGES seiner Zeit als Phlebenterismus bezeichnet hat.

Schliesslich bleibt noch einer sehr auffallenden Modification des Mitteldarmes zu gedenken, welche Thiere, besonders ♀, auf dem Höhepunkt der Geschlechtsreife darzubieten pflegen. Die sonst nur spärlich goldgelbe Kügelchen enthaltenden Darmzellen (Kügelchen gleich jenen der Blutscheiben und wahrscheinlich excretorischer Natur) sind nämlich prall mit solchen oder mit mehr bräunlichen oder auch mit grünlichgelben angefüllt, so dass der Darm und seine Taschen (nicht die Divertikel!) anstatt des goldgelben ein tiefgelbes, dunkelbraunes oder gelbgrünes Ansehen darbieten. Diese Erscheinung beruht offenbar auf gestörter Ausscheidung. Der während der Acme der Geschlechtsthätigkeit so enorm gesteigerten Nahrungsaufnahme erweist sich wohl noch die verdauende und assimilirende, aber nicht mehr die excretorische Leistung der Darmzellen gewachsen, und so kommt es zu immer grösserer Anhäufung nicht assimilirbarer Producte, welche schliesslich den Stoffwechsel überhaupt unmöglich machen müssen. Es stimmt diese Degenerations-Erscheinung mit einer anderen, ebenfalls den Darm reifer ♀ betreffenden, überein, nämlich mit der bedeutenden Verdünnung des Darmepithels, und beide legen den Schluss nahe, dass zum mindesten die ♀ Individuen den Abschluss höchster Reife nicht lange überleben. Bei solch hochgradig geschlechtlich thätigen ♀ habe ich ferner die interessante Beobachtung gemacht, dass dieselben gefärbten Excretkörperchen, welche sich in den Darmzellen anhäufen, auch in den Hautzellen sich ansammeln, so dass die bis dahin farblose Epidermis wie pigmentirt erscheint. Es erinnert das an den früher (1887, p. 272 und 765) von mir beschriebenen Fall, wo Nephridien, anstatt nach aussen zu münden, ihr pigmentähnliches Excret in die Haut entleeren.

### e. Das Proctodäum.

Während sich das aus Stoma und Pharynx zusammengesetzte Stomodäum, entsprechend seiner ectodermalen Natur, scharf vom Mitteldarme abhebt, lässt sich am Hinterende unseres Parasiten keine solche Abgrenzung erkennen; es behalten im Gegentheil die Wandungen des Enddarmes bis dahin, wo sie in die Afteröffnung übergehen, den Charakter der Mitteldarmzellen bei. Dass die Betheiligung des Ectoderms an der hinteren Darmregion sehr verschiedenartig sein kann, ist bekannt; speciell bei den Anneliden scheint sogar in der Mehrzahl der Fälle diese Betheiligung, so wie bei *Ich.*, auf ein Minimum, nämlich auf die Aftereinstülpung, beschränkt zu bleiben.

Der After hat bei *Ich.* in der Regel eine nahezu rein terminale, also der Längsachse des Thieres parallele Lage; nur in einzelnen Fällen erscheint er etwas ventral gerückt (Taf. 8 Fig. 22 *An*), was aber, da es sich um conservirte Thiere handelt, auf secundären Contractionen beruhen könnte.

### f. Vergleichende Bemerkungen über den Darmkanal.

Die im Vorhergehenden geschilderte Umbildung der vorderen Stoma-Region in einen Saugnapf und die der hinteren Stoma-Region in einen winzigen (vom neugebildeten Mundkegel umrahmten) Saugmund steht einzig in der Polychätengruppe da. Einzig in dieser Gruppe steht aber auch die Lebensweise von *Ich.* da, und sie ist es auch, die uns jene Umbildung verstehen lehrt. Was sollte ein Thier, welches mittelst seiner Stilette Fische ansticht, an diesen sich festhängt und ihr Blut saugt, mit einer geräumigen Mundhöhle? In dem Maasse, als sich *Ich.* zum Blut saugenden Parasiten umbildete oder rückbildete, verwandelte sich eben der grössere vordere Theil seines ursprünglichen Stomas in einen Saugnapf und der kleinere hintere Theil im Einklange mit dem pharyngealen Saugapparat in einen Saugmund, ähnlich wie bei so vielen Vertretern anderer Thiergruppen, wo eine Umwandlung von schlingenden oder kauenden in stechende und saugende Mundwerkzeuge stattgefunden hat.

Wie schon oben p. 20 in der Einleitung zu diesem Abschnitte erwähnt wurde, findet durch das anatomische Verhalten des Stomodäums von *Ich.* nicht nur die in einer früheren Arbeit von mir embryologisch begründete Selbständigkeit von Stoma und Pharynx, sondern auch die dort gegebene Erklärung ihres Zustandekommens eine erfreuliche Bestätigung. Zusammenfassend schloss ich in jener Arbeit (98, p. 131):

»Auf Grund des ontogenetischen Verhaltens müssen wir nach alledem in phylogenetischem Sinne folgende Schritte der Stomodäumbildung annehmen. Im ersten oder Gastrulastadium mündete der Urdarm durch das Prostoma nach aussen. Im zweiten entwickelte sich von dem ectodermalen, das Prostoma begrenzenden Zellenringe aus ein ectodermales Rohr, der Ösophagus. Dieses Rohr behält als äussere Mündung

das Prostoma, und seine Mündung in den Urdarm, resp. Mitteldarm, geht zwar vom Prostoma aus, fällt aber nicht mit diesem zusammen, mit anderen Worten, es erfolgt keine Einstülpung und es kommt daher auch nicht zur Bildung eines neuen ösophagealen Mundes. Im dritten Stadium endlich wird der vordere Abschnitt des Ösophagus unter Ausbildung einer Bewaffnung als Rüssel oder Pharynx allmählich ein- und ausziehbar, und erst in Folge dieses Processes bildet sich eine neue Ectodermeinstülpung, das Stoma, durch welche das Prostoma in die Tiefe gerückt wird. Die distale, nach aussen führende Mündung des Stoma's repräsentirt den definitiven Mund, und die in den Ösophagus-Pharynx führende Mündung repräsentirt das Prostoma.«

Was nun *Ich.* in Bezug auf das im vorhergehenden Citate Recapitulirte, insbesondere auf das gesperrt Hervorgehobene, so interessant erscheinen lässt, ist das Verhalten seiner Saugnapf-Retractoren. Diese bestehen nämlich lediglich aus den distalen Partien der dorsalen und ventralen Stammes-Längsmuskulatur. Wenn wir oben p. 4 und 20, um zu einem Verständniss der heutigen Prostomium-Verhältnisse zu gelangen, vom retrahirten Mundkegel ausgehen mussten, so müssen wir hier, wo es sich um ältere Beziehungen handelt, umgekehrt vom protrahirten Mundkegel ausgehen; denn in diesem Zustande erstrecken sich die betreffenden Längsmuskeln oder Retractoren in geradem Verlaufe bis zum Mundkegel. Da nun in diesem Zustande vom Stoma (oder Saugnapf) nichts vorhanden ist als die winzige hintere Mündung (der Saugmund, da ferner, damit das Stoma zu Stande komme, erst das rostrale Körperende eingezogen werden muss, so folgt daraus erstens, dass die Bildung des Stomas gegenüber der des Pharynx einen secundären Act repräsentirt, und zweitens, dass dieser Act auf einer Einstülpung des ursprünglichen rostralen Körperendes beruht. Dass das eigentliche Movens dieses Actes in der Bewaffnung und Ein- und Ausstülpbarkeit des Pharynx gelegen habe, lässt sich zwar nicht mehr durch *Ich.* (wo jetzt der Ausstülpung des Pharynx der enge Saugmund im Wege steht), wohl aber noch durch seine nächsten Verwandten, die Syllideen, illustriren.

Was speciell den Saugnapf von *Ich.* betrifft, so bildet er zwar ein Unicum innerhalb der Ordnung der Polychäten, nicht aber innerhalb der Classe der Anneliden. Umfasst ja doch letztere eine Ordnung, wo die Saugnapfbildung überaus verbreitet ist, nämlich die ähnlich wie *Ich.* schmarotzenden und Blut saugenden Hirudineen\*). Es waltet zwar der Unterschied, dass der Hirudineen-Saugnapf eine fixe, der *Ich.*-Saugnapf dagegen eine noch aufhebbare Anordnung repräsentirt; aber gerade darin liegt das morphologisch Interessante; denn die heute noch aufhebbare Anordnung bei *Ich.* zeigt uns, wie ein fixer Saugnapf zur Entstehung gelangt. Ich sage »die heute noch aufhebbare Anordnung«, weil es kaum einem Zweifel unterliegen kann, dass auch der *Ich.*-Saugnapf in dem Maasse als die Kopfregion nebst ihren Anhängen weiterer Rückbildung unterliegt, sich allmählich ebenfalls in ein fixes Gebilde umwandeln wird.

Unter den für die Syllideen charakteristischen Organisationsverhältnissen wird von den Systematikern herkömmlich und wohl mit Recht dem Ösophagus mit einer so prägnanten Gliederung in Pharynx-Scheide, Pharynx, Proventriculus, Ventriculus und ventricularen Coeca ein hoher Werth zuerkannt. Diese Theile sind zwar nicht immer alle zugleich in voll-

---

\*) Wenn wir *Branchiobdella*, wie das von Vielen geschieht, zu den Oligochäten rechnen, so hat auch diese Anneliden-Ordnung einen Fall von Saugnapfbildung.



kommener Ausbildung vorhanden; aber trotzdem genügt für den Kenner in den meisten Fällen ein Blick auf den Vorderdarm zur Feststellung des Syllideen-Habitus. Und dem gegenüber würde der Pharynx von *Ich.*, wo von all den genannten Abtheilungen prägnant nur die 2., nämlich der Pharynx (allerdings in 2 Abschnitte gegliedert) vorhanden ist, mit der sonstigen Syllideennatur unseres Parasiten schwer in Einklang zu bringen sein, wenn uns nicht auch hier die Entwicklungsgeschichte zu Hülfe käme. MALAQUIN (93, p. 389) haben wir nämlich den wichtigen Nachweis zu danken, dass aus dem provisorischen Larvenpharynx der Syllideen-Trochophora zunächst ein zweiter ähnlicher Pharynx sprosse, und dass erst in einem viel weiter vorgeschrittenen Larvenstadium (so bei *Autolytus* im Stadium von 22—25 Segmenten) aus diesem 2. larvalen Pharynx die typischen Abtheilungen theils durch directe Umwandlung, theils durch Sprossung zur Ausbildung kommen.

»A ce stade de la vie larvaire,« sagt dieser Autor (93, p. 402), »la trompe présente donc deux organes musculieux très semblables de forme et de structure, l'un antérieur, primitif, existant chez la larve à l'éclosion, l'autre postérieur et issu d'un bourgeonnement secondaire. La présence de ces deux organes donne à la larve une physiognomie particulière en même temps qu'elle la différencie de toutes les larves connues des autres Annélides. Cette phase dipharyngienne se rencontre chez tous les Syllidiens à une période de leur vie larvaire et est caractéristique de cette famille, du moins elle n'a été signalée jusqu'ici chez aucune autre Annélide.«

Dieses dipharyngäre Larvenstadium der Syllideen, welches vor Kurzem auch durch PIERANTONI (03, p. 247) nachgewiesen worden ist, stimmt nun in so hohem Grade mit dem dipharyngären Dauerzustande von *Ich.* überein (man vergleiche MALAQUIN 93 Taf. 13 Fig. 24; Taf. 14 Fig. 18, 29 und 32 mit meinen Fig. 1, 3 und Fig. 14, 15 Taf. 3 und Fig. 1, 10 Taf. 4), dass mir der Schluss unabweislich erscheint, dass der Doppelpharynx von *Ich.* das nicht zur Weiterentwicklung gelangte, für die Syllideenlarve so charakteristische dipharyngäre Stadium repräsentire. Wenn man bedenkt, dass nur  $\frac{1}{3}$  mm Länge und nur 6 Segmente zählende Juvenes von *Ich.* bereits die Stiletttscheere in vollkommener Ausbildung besitzen und, ebenso wie die Erwachsenen, auf dem Wirthsthier eingebohrt, Blut saugen, so werden wir auch um die Erklärung des Persistirens jenes larvalen Zustandes nicht verlegen sein: schon die Larve saugt Blut, und zum Blutsaugen genügt der larvale Doppelpharynx; es unterbleibt daher die weitere Sprossung von Proventriculus, Ventriculus etc., weil für unseren Parasiten durchaus überflüssig. Was ebenfalls zu Gunsten dieser Auffassung spricht, ist die Thatsache, dass auch die aus den Ammen sprossenden Geschlechtsthiere der Syllideen nur Theile des complicirten Vorderdarmes zur Ausbildung bringen. Das Verhalten des Ösophagus von *Ich.* repräsentirt nach alledem einen Fall von Neotenie.

Ich habe die pharyngealen Stech- und Reisswerkzeuge unseres Parasiten als Stilette oder Stiletttscheere bezeichnet, weil sie nicht wie die Kiefer vieler Raubanneliden zum Erfassen der Beute, sondern, ähnlich wie die Stilette der *Ich.* auch sonst am nächsten verwandten Syllideen, zum Anstechen und Wandenreissen dienen. Bei den Syllideen sind nun erstens Kränze oder Halbkreise kleiner Stilette oder Zähne, wie sie auch genannt werden, verbreitet, Kränze, welche in der Regel den Pharynxeingang umgeben, und zweitens Ein unpaares grösseres, meist dorsal mehr hinten im Pharynx gelegenes Stilett, welches je nach den Gat-

tungen bald allein, bald zusammen mit Kränzen auftritt. Aber weder die Stilettkränze noch die unpaaren Stilette könnten uns ein fruchtbares Vergleichsmaterial abgeben; müsste man sich doch bei solchem Vergleiche die Stilettsscheere entweder durch Reduction eines Stilett-Kranzes oder durch Verdoppelung eines unpaaren Stilettts entstanden denken. Ein wahrhaft glücklicher Zufall enthebt uns indessen dieser Schwierigkeit. Es gibt nämlich Eine ganz typische Syllidee mit paarigen Stiletten im Pharynx: die vor mehr als 40 Jahren durch SCHMARDA (61, p. 69) beschriebene *Gnathosyllis diplodonta*. Wie im systematischen Theil ausführlicher gezeigt werden wird, kann über die Richtigkeit der Schmarda'schen Kiefer-Abbildung um so weniger Zweifel herrschen, als es genügt, dieselbe in die richtige Lage zu bringen, d. h. um  $180^\circ$  zu drehen, um eine fast vollständige Übereinstimmung ihrer allgemeinen Formverhältnisse mit denjenigen der *Ich.*-Stilette zu erzielen. Wie die Stilette von *Gnathosyllis* angeordnet sind, wissen wir zwar nicht; aber, wie dem auch sein mag: wir können uns unschwer vorstellen, dass aus einem »Stilettpaare« eine »Stilettsscheere« hervorzugehen vermochte.

Als mir die im Vorhergehenden beschriebenen cephalen Darmtaschen zum ersten Male zu Gesicht kamen, lag es nahe, in ihnen Homologa der bei den Syllideen so verbreiteten, ebenfalls an der Übergangsstelle von Pharynx und Mitteldarm gelegenen Coeca zu vermuthen, jener Coeca des Ventriculus, welche ich seiner Zeit als schwimmbblasenähnliche Organe bezeichnet habe (EISIG 80, p. 256). Nachdem aber die genauere Untersuchung ergeben hatte, dass die cephalen *Ich.*-Taschen in ihrer Structur mit der des Mitteldarmes durchaus übereinstimmen, also nur einen Theil der immensen intestinalen Oberflächen-Vergrößerung ausmachen, konnte an einen solchen Vergleich schwerlich noch gedacht werden. Und nun ergibt sich weiter auch aus dem im Vorhergehenden erwogenen Verhalten des Pharynx seine Undurchführbarkeit; denn wenn der permanente Doppelpharynx von *Ich.* dem temporären Larvenpharynx der Syllideen entspricht, so können die cephalen Darmtaschen des ersteren auch mit den Ventriculus-Blindsäcken (schwimmbblasenähnlichen Organen) der letzteren nichts zu thun haben, weil ja der bei den Syllideen aus dem secundären Larvenpharynx durch Sprossung entstehende Ventriculus bei *Ich.* überhaupt nicht zur Ausbildung gelangt. Von rostrad gerichteten Aussackungen des Mitteldarmes bei Anneliden kenne ich nur noch Einen Fall, nämlich den durch CLAPARÈDE (68, p. 203) von *Trypanosyllis coeliaca* beschriebenen, wo es sich allerdings um ein unpaares und ähnlich dem Hauptdarm gekammertes Divertikel handelt oder handeln soll; denn nach DE SAINT-JOSEPH (86, p. 185) beruhen CLAPARÈDE's Angaben auf einem Irrthum, indem letzterer Autor die in die Parapodhöhlen gedrängten Pharynx-Drüsen für Darmcoeca gehalten hat. Aber auch dem somit einzig dastehenden Verhalten von *Ich.* werden wir keine hervorragende morphologische Bedeutung beilegen können, weil es offenbar durch eben dieselbe Tendenz zur Oberflächen-Vermehrung des Mitteldarmes verursacht wurde, welche auch die Bildung der Parapod- und Cirrusdivertikel verursacht hat. Wie untypisch solche Darmfortsätze sind, dafür bietet auch die Oligochätengruppe ein Beispiel,

indem *Benhamia coecifera* (BENHAM 95, p. 106) mit ihren sich durch 24 Segmente erstreckenden fingerförmigen Darmdivertikeln einzig in ihrer Gruppe dasteht.

In der Polychätengruppe kennen wir zwei Familien, wo ein ähnlich gekammerter Magendarm vorkommt wie bei *Ich.*, nämlich bei Aphroditeen (vergl. JORDAN 04, p. 165—189) und Syllideen. Nur letztere will ich hier zum Vergleiche heranziehen, weil es sich ja um diejenige Familie handelt, der unser Parasit in Bezug auf seine Gesamtorganisation am nächsten steht. Ein gekammerter Darm ist für die meisten Syllideen nachgewiesen, besonders ausgesprochen bei *Trypanosyllis* (vergl. CLAPARÈDE 68, p. 203), *Amblyosyllis* (vergl. MALAQUIN 93, p. 253) und *Eusyllis*. Bei einer zur letzteren Gattung gehörigen Art, nämlich bei *Eusyllis monilicornis* Mgrn. hat MALAQUIN (93, p. 110) überdies ganz ähnliche zur Verengerung des Darmlumens dienende septale Ringmuskeln beschrieben, wie die im Vorhergehenden von mir bei *Ich.* als Sphincter bezeichneten.

Auch hinsichtlich des Mangels einer eigenen Muskulatur verhält sich der Magendarm von *Ich.* syllideen-ähnlich, indem nach MALAQUIN (93, p. 253) bei dieser Familie das Intestinum durchweg nur aus Epithel und Peritoneum zusammengesetzt gefunden wird.

## 5. Die hämophilinen Schlunddrüsen.

### a. Beschreibung der Drüsen.

Wie der Name sagt, stehen diese, alle anderen Organe der Kopfreion überragenden Drüsen in so naher Beziehung zum Darmkanal und zur Nahrungsaufnahme, dass sie in unmittelbarem Anschlusse an das Darmsystem geschildert werden sollen. Wenn ihnen ein besonderer Abschnitt gewidmet wird, so geschieht es erstens deshalb, weil wir von ihrer Genese nichts wissen, und zweitens auch aus dem Grunde, weil ihnen bei *Ich.* eine dem Schlunde gegenüber so grosse Selbständigkeit zukommt, dass sie gar nicht mehr in denselben hinein, sondern an der Basis des Kopfkegels, also, wenn dieser ausgestreckt, frei nach aussen, und, wenn dieser zum Behufe der Saugnapfbildung zurückgezogen liegt, in die Höhle des Saugnapfes hinein münden (Taf. I Fig. 6A. 9, 10 und Taf. 4 Fig. 10 und 14 *HSdr.*). Schon dieses eigenthümliche Mündungsverhältniss der Drüsen lässt darauf schliessen, dass die Aufgabe des von ihnen gelieferten Secretes nicht so sehr darin bestehen könne, unmittelbar in den Darm zu gelangen, um da etwa die Verdauungsthätigkeit zu beeinflussen, als vielmehr darin, der Nahrung vor ihrer Aufnahme schon beigemischt zu werden. In der That haben denn auch Experimente, über die unten im physiologischen Theil berichtet werden soll, die Richtig-



keit dieses Schlusses ergeben, weil dadurch bewiesen wurde, dass jenes Drüsensecret dazu dient, das von unserem Parasiten gesaugte Blut uncoagulirbar zu machen, daher auch die Bezeichnung hämophile Drüsen, welche ich nach dem durch LEDOUX (96, p. 69) für den anticoagulirend wirkenden Körper von *Hirudo* geschaffenen Terminus »Hämophilin« gebildet habe.

Zwei Paar solcher Drüsen sind vorhanden, und zwar ein grösseres dorsales und ein kleineres ventrales Paar (Taf. 4 Fig. 10 und 11 *HSdrd* und *HSdvr*). Beide haben die Form regelmässig von vorn bis zur Mitte anschwellender und von da ebenso wieder etwas abschwellender Keulen, nur mit dem Unterschiede, dass die ventralen in Folge ihrer geringeren Länge viel plumper erscheinen. Diese Form ist nun aber keine constante, weil die Drüsenhülle sowohl mit Längs- als auch mit Ringmuskeln ausgerüstet ist, deren Contraction auf die Längs- und Quer-Durchmesser verändernd einzuwirken vermag. So erklärt es sich auch, dass häufig die Drüse der einen Seite länger oder kürzer und entsprechend dünner oder dicker als die der anderen Seite befunden wird. Die dorsalen und ventralen Drüsen liegen je zu beiden Seiten des Pharynx unmittelbar über einander (Taf. 9 Fig. 10—14 *HSdrdHSdvr*). Lateral werden sie durch die cephalen Darmdivertikel (Taf. 4 Fig. 1), dorsal und ventral durch die Stammesmuskeln und das Centralnervensystem begrenzt. Bei ausgestrecktem Kopfkegel pflegen sich die dorsalen Drüsen bis in's 4. und die ventralen bis in's 2. oder 3. Segment hinein zu erstrecken, bei retrahirtem Kopfkegel (Saugnapfbildung) sogar ins 5. resp. 4. Segment. Diese Verschiebung wird dadurch ermöglicht, dass die ersten 4 Segmente der Septa entbehren. Welch' hoher Grad von Verschiebbarkeit den Drüsen zukommt, zeigt der mehrfach zur Beobachtung gelangte Fall, dass (wohl in Folge der stürmischen Bewegungen bei den Befreiungsversuchen aus den Flossen) der proximale kolbige Theil der rechten dorsalen Drüse nach links und der entsprechende der linken nach rechts verlagert und so ein Chiasma der in ihrer Lage verbliebenen distalen, ausführenden Abschnitte bewirkt worden war. Bei voller Grösse erreichen die dorsalen Drüsen eine Länge von 380 und eine grösste Breite von 90  $\mu$ , die ventralen eine Länge von 260 und eine Breite von 65  $\mu$ . Ungefähr die Hälfte der Längen kommt auf den kolbigen Drüsenthail, die andere Hälfte auf die allmählich bis zu 10  $\mu$  Breite herabsinkenden Ausführungsgänge. Wie sich aus der auf Seite 60 stehenden Liste ergibt, wird dieses Maximum der Drüsendimensionen schon bei einer Thierlänge von 4—5 mm und einer Zahl von 40—50 Körpersegmenten erreicht. Doppelt so lange und auch annähernd die doppelte Segmentzahl aufweisende Thiere haben nicht nur keine entsprechend grösseren Drüsen, sondern diese können sogar etwas geringere Dimensionen als jene der halb so grossen Thiere darbieten. Ja, ein Blick auf diese Liste zeigt, dass schon bei 1 mm langen, nur 12 Segmente zählenden Juvenes die Drüsen diesem Maximum nahe kommen, und dass selbst bei  $\frac{1}{2}$  mm langen, nur 6 Segmente zählenden, wo also Leibeslänge und Segmentzahl ungefähr  $\frac{1}{10}$  der 4—5 mm langen Thiere beträgt, die Grössenunterschiede der Drüsen im Verhältnisse dazu sehr geringfügig sind. Und so sehen wir, wie der oben p. 27 und 38 auf Grund des Verhaltens der Stilette und des Pharynx aufgestellte Satz, nämlich, dass alle der Nahrungsaufnahme dienenden Organe schon im frühesten Stadium ihre vollständige Ausbildung er-

Liste über die Grössenzunahme des Pharynx und der hämophilinen Drüsen bei  $\frac{1}{2}$  mm bis 10 mm langen Thieren. Die Zahl über dem Striche bedeutet den Längen-, die unter dem Striche den Breitendurchmesser in  $\mu$ .

Thierlänge in mm	Segmentzahl	Pharynx		hämophile Schlunddrüsen		hämophile seriale Drüsen
		vordere Abtheilung	hintere Abtheilung	dorsale	ventrale	
$\frac{1}{2}$	6	80	*	220	140	72
		60	+	52	40	36
$\frac{3}{4}$	8	80	48	264	120	*
		60	40	56	40	40
1	12	80	48	300	192	68
		80	40	48	44	32
1,2	16	80	48	248	140	60
		60	48	48	32	20
1,5	19	88	48	220	140	80
		68	40	62	40	32
1,8	29	80	+	208	128	74
		64	*	60	40	28
2	27	92	52	280	180	60
		64	45	40	34	28
3	38	92	56	280	200	100
		76	60	80	60	48
4	43	88	60	300	168	*
		72	40	48	44	40
5	44 *	112	80	380	200	100
		84	80	90	48	40
6	52 **	100	80	340	200	*
		80	64	80	60	*
7	71	100	68	300	192	88
		78	60	68	52	36
8	70	92	68	360	260	120
		80	60	80	65	40
9	67	96	*	328	200	100
		88	*	68	60	48
10	82	100	80	320	200	100
		88	80	80	60	36

langen, auch für die Schlunddrüsen (und, wie vorgreifend hinzugefügt werden mag, auch für die serialen hämophilinen Drüsen, vergl. pag. 67) seine Gültigkeit hat.

In Anbetracht ihrer eigenthümlichen Function schien es wünschenswerth, schon an den

\*) Der Messung nicht zugänglich.

\*\*) Körperende abgerissen.

unveränderten, frischen Drüsen möglichst viel über ihre Structur festzustellen. Ich habe denn auch eine ziemlich grosse Anzahl frei präparirt und lebend in Seewasser untersucht. Zum Behufe dieser Präparation ist es am besten, zunächst die ersten 4—5 Segmente vom übrigen Leibe abzutrennen und an diesem Abschnitte sodann mit einer Lancettnadel die eine Seite im Bereiche der Parapodbasen der Länge nach abzutragen. Nun fixirt man mit der einen Nadel das Object am Hinterrande und sucht mit der zweiten den Kopfkegel zu fassen und abzureissen. Gelingt die Procedur, so erhält man den Kopfkegel mit den 4 frei pendelnden Drüsen sowie den diesen anhängenden Nerven. In der Regel bleibt auch der Pharynx mit seinen Stiletten am Kegel hängen, so dass zugleich das Verhältniss zwischen Schlund- und Drüsenmündungen gut zur Ansicht gelangt. Es sei indessen ausdrücklich bemerkt, dass auch an intacten Thieren unter Deckglasdruck, dank ihrer Durchsichtigkeit, das Meiste von dem, was überhaupt frisch eruirbar ist, wahrgenommen werden kann. An den frei präparirten Drüsen kann man sich vor Allem davon überzeugen, dass ihre Hüllen, trotz ihrem homogenen Ansehen, mit Muskeln versorgt sind; denn es lassen sich die Formveränderungen der einzelnen sich lebhaft contrahirenden Organe unter den Augen verfolgen. Den Hauptbestandtheil des Inhaltes bilden, insbesondere im hinteren kolbigen Abschnitte jeder Drüse, rundliche 1—2  $\mu$  Durchmesser darbietende Kügelchen, welche durch ihren Glanz oder auch durch ihre gelbliche Färbung scharf hervortreten (Taf. 4 Fig. 10, 15 und 16). Im Bereiche der Ausführungsgänge liegen die Kügelchen weniger dicht, weil zunehmend eine mehr homogene Substanz dazwischen tritt, und die Ausführungsgänge selbst zeigen ein streifiges Ansehen (Taf. 4 Fig. 10, 12 und 13). Eben solche Kügelchen wie in den Zellen und ihren Ausführungsgängen habe ich öfters im Bereiche des Kopfkegels und der Stilette austreten sehen, woraus hervorgeht, dass es diese Kügelchen, resp. ihre Verflüssigungsproducte sind, welche das specifische Secret darstellen. Inmitten der vorwiegend die Secretkügelchen beherbergenden hinteren Drüsenpartie pflegen sich zahlreiche runde, homogene Flecke abzuheben, nämlich die Kerne der zunächst nicht gesondert erscheinenden Drüsenzellen. Wohl können aber auch diese schon im frischen Zustande zur Sonderung gebracht werden, insbesondere dadurch, dass das Präparat einige Zeit gelindem Deckglasdruck ausgesetzt wird. Dann ergibt es sich, dass die einzelnen Zellen die Form des Gesammtorgans im Kleinen wiederholen, dass sie nämlich sehr langgestielte Keulen darstellen, deren Basen ähnlich einem verschobenen Kartenpack übereinanderliegen und den proximalen Drüsenbauch erfüllen, während ihre Stiele als scharf gesonderte Secretstrassen zur gemeinsamen Mündung ziehen. Kommt diese durch Aufrichtung des Kopfkegels breit zu Gesicht, so erscheint sie wie die eines Schnellfeuergeschützes, das heisst es umschliesst in beiden Fällen die weite gemeinsame Mündung eine grosse Anzahl scharf begrenzter kleinerer, deren jede der Secretstrasse einer Zelle entspricht. Diese Secretstrassen sind natürlich, je nachdem ihre Zellen mehr vorn oder hinten im Organ gelegen sind, von sehr verschiedener Länge. — Das Studium der conservirten und in toto durchsichtig gemachten Thiere sowie der Schnitte durch solche führte zu mit dem Vorhergehenden durchaus übereinstimmenden Resultaten. Darüber hinaus ergab sich sodann, dass die Drüsen ein mit ihrer



Membrana propria zusammenhängendes Fachwerk beherbergen, durch welches die einzelnen Drüsenzellen voneinander geschieden werden. Besonders an Längsschnitten liess sich verfolgen, wie die einzelnen Scheiden concentrisch der Drüsenachse zustreben, um schliesslich im Ausführungsgänge als ein die Secretstrassen umgebendes Röhrenbündel dicht nebeneinander zur Mündung zu ziehen (Taf. 4 Fig. 15). Dass ferner das Bild, welches diese Mündung im frischen Zustande en face darbietet, dem wahren Sachverhalt entspricht, ging aus dem Verhalten von Querschnitten durch die Kopfkegelbasis hervor, weil in solchen die Durchschnitte der einzelnen Secretstrassen inmitten einer Zwischensubstanz (ihrer Hüllen) in Form scharfer Kreise hervortreten (Taf. 9 Fig. 10 *HSdr*). Aus diesen und den nächstfolgenden Querschnitten ergab sich auch, dass die Hüllen der dorsalen und ventralen Drüsen jeder Seite im Bereiche der Mündung miteinander verschmelzen (Taf. 9 Fig. 10—14 *HSdrd* und *HSdrv*); der beste Beweis für die identische Function der weiterhin selbständigen Organe. Über die Grösse der Drüsenzellen lassen sich in Anbetracht ihrer so verschieden langen Ausführungsgänge nur schwer Angaben machen. Einzelne erreichen sicher die Länge der Drüsen. Auch die Querdurchmesser der Basen weisen beträchtliche Unterschiede auf; doch pflegt bei den meisten der grösste Durchmesser ungefähr  $20\ \mu$  und der der Kerne  $10\ \mu$  zu betragen. Eine Zelle aber, und zwar in jeder ventralen Drüse nahe an ihrem proximalen Ende, erreicht gegenüber dieser Durchschnittsgrösse relativ riesige Dimensionen, indem ihr Leib einen Durchmesser von  $32\ \mu$ , ihr Kern einen solchen von  $12$  und der Nucleolus von  $4\ \mu$  darbietet (Taf. 9 Fig. 14 *HSdrv*). Diese nahezu den ganzen Raum des betreffenden Drüsenabschnittes erfüllende Zelle zeichnet sich auch durch ihre Structur aus, indem sie an Stelle der Secretkügelchen einen blassen (sich schwerer tingirenden) feinkörnigen Inhalt und ein Netz kräftiger Fasern beherbergt. Ich vermute, dass wir es mit Ganglienzellen zu thun haben, wobei es für den Fall, dass diese Vermuthung zutrifft, nur auffallend erscheint, dass die Ausrüstung mit solchen Zellen auf das ventrale Drüsenpaar beschränkt blieb. Als von cytologischem Interesse sei erwähnt, dass in den Kernen dieser Zellen 2 an Centrosomen erinnernde Gebilde vorkommen. Die schon im frischen Zustande so scharf hervortretenden Secretkügelchen bleiben auch in den Präparaten (also nach ihrem Passiren durch Sublimat, Alcohol und Xylol) erhalten und färben sich in der Regel tief mit Hämalan. Weniger tief färben sich die vorderen Abschnitte der Drüsen, wo die Secretkügelchen nicht so dicht liegen, ja in einzelnen Fällen (wohl in Folge ihrer Verflüssigung und Ausscheidung) ganz fehlen, überdies pflegt diese Färbung dort mehr röthlich als blau zu erscheinen. Die Thatsache, dass in eben diesen vorderen Abschnitten zugleich die Kerne nicht rundlich (bläschenförmig), sondern wie in viele Theilstücke zerfallen (maulbeerförmig) zu sein pflegen (Taf. 4 Fig. 10 *HSdr*), macht es wahrscheinlich, dass jene histologische und tinctorisch-chemische Differenz auf functionellen Wandlungen des Drüsen-secrets beruht, Wandlungen, welche es in dem Maasse, als es von den proximal gelegenen Zellenbäuchen nach der Mündung hin vorrückt, erleidet. Leider gestattete das Object nicht, verschiedene Zustände der Drüsen experimentell hervorzurufen, weil eben *Ich.* nur wohlgenährt vom Woonthier zu haben ist und abgelöst von diesem nur wenige Tage, also zu kurz für die

Herbeiführung eines Hungerzustandes, fortlebt. — Was die oben erwähnten, den frei präparirten Drüsen in der Regel anhaftenden Nerven betrifft, so verweise ich auf den Abschnitt Nervensystem, wo gezeigt wird, dass diese Nerven Theile des Schlundnervensystems bilden. Den Endigungsmodus dieser Nerven vermochte ich leider nicht nachzuweisen. Da aber die Drüsen sich kräftig zu contrahiren vermögen, also muskulöse Hüllen besitzen, so dürfte das Versorgungsgebiet ihrer Nerven wohl in eben diesen Hüllen gelegen sein.

Zusammenfassend lässt sich also sagen, dass die 2 Paare von Schlunddrüsen von *Ich.* zusammengesetzte schlauchförmige Drüsen darstellen, welche zu beiden Seiten vom Pharynx ihre Lage haben, an der Basis des Kopfkegels frei nach aussen münden und ein Secret fester Kügelchen abscheiden, welches unter theilweiser Verflüssigung dazu dient, die Coagulation des vom Parasiten gesaugten Aalblutes zu verhindern.

## b. Vergleichende Bemerkungen.

Wenn wir uns, zum Behufe der Vergleichung, in der Polychätengruppe nach ähnlichen Drüsen, wie die im Vorhergehenden beschriebenen, umsehen, so werden wir in erster Linie an diejenige Familie, der unser Parasit auch in den übrigen Organisations-Verhältnissen am nächsten kommt, nämlich an die Syllideen erinnert. Nicht nur konnten bei fast allen bekannt gewordenen Vertretern dieser Familie Schlunddrüsen überhaupt nachgewiesen werden, sondern bei einzelnen Gattungen auch in so hohem Grade ausgebildete, wie bei wenigen anderen Anne-liden. Am vordersten Abschnitte des Schlundes (Rüssels) gelegen, pflegen sie auf den diesen Schlund krönenden Papillen zu münden, und zwar sind in der Regel eben so viele Drüsen wie Papillen vorhanden. So deren 10 rund um den Schlund herum bei *Pionosyllis* und *Trypanosyllis*. Ich verweise auf MALAQUIN (93, p. 196), wo eine Anzahl hierhergehöriger Fälle aus der Literatur aufgeführt sind. MALAQUIN hat auch (ibid.) selbst diese Drüsen eingehend untersucht. Er fand, dass sie mit Muskeln ausgerüstet sind und eines besonderen Ausführungsganges entbehren, indem jede der birnförmigen und mit ausserordentlich langem Halse versehenen Zellen für sich ihren Inhalt nach aussen entleert. Man sieht, dass diese Drüsen in ihrem Aufbaue ganz mit denjenigen von *Ich.* übereinstimmen. Über die Beschaffenheit des Secretes macht aber MALAQUIN keine Angaben und auch über die Function derselben spricht er nur (93, p. 198) folgende Vermuthungen aus:

»Le contenu de ces glandes, se déversant par les papilles, a pour but de les faire adhérer fortement à la proie et, d'un autre côté, il a peut-être un rôle spécial dans l'absorption des aliments; il se pourrait encore qu'il ait des propriétés toxiques destinées à neutraliser les mouvements de cette proie.«

Das ist wohl zu viel verlangt von der Vielseitigkeit der Leistung ein und desselben Organes.

Eine andere Polychäten-Familie, bei welcher ebenfalls mächtige, durch mehrere Segmente ragende Schlunddrüsen vorkommen, ist die der Lopadorhynchiden. Nach KLEINENBERG'S (86, p. 160) Beschreibung sollte sich in diesen Drüsen, durch die Zurückziehung des Drüsen-

epithels auf den Grund, eine als Ausführungsgang zu betrachtende Höhle bilden, welche gewöhnlich prall mit den von den Zellen am Grunde ausgeschiedenen, von CLAPARÈDE (70, p. 102) beschriebenen Fäden erfüllt ist. Danach würden diese Drüsen, ihrem Baue und der Natur des von ihnen gelieferten Secretes zufolge, zur Kategorie der Spinndrüsen gehört haben, und dieser habe ich sie auch in einer früheren Arbeit (87, p. 339) zugeordnet. Seitdem hat nun aber MEYER (01, p. 418) durch eine sorgfältige Nachuntersuchung gezeigt, dass KLEINENBERG den definitiven Bau der Drüsen nicht richtig gedeutet hat, indem diese in Wirklichkeit durchaus compacte Gebilde darstellen und aus einer großen Anzahl ausserordentlich langer, dünner Drüsenzellen bestehen, die fest aneinander und parallel zur Längsachse der Gesammtorgane gerichtet liegen. Durch dieses Verhalten sowie auch durch das Vorhandensein einer feinfaserigen, der Hülle anhaftenden Muskulatur wurde der Schein erweckt, als ob die Drüsen einen fibrillären Inhalt umschlössen. Es stimmen demnach die Schlunddrüsen von *Lopadorhynchus* hinsichtlich ihres Baues durchaus mit denjenigen der Syllideen und daher auch mit jenen von *Ich.* überein. Was das Secret der *Lopadorhynchus*-Drüsen betrifft, so vermuthet MEYER, dass es eine toxische Wirkung auf die Beuteobjecte ausübe, welche der pelagische Raubwurm mit seinem Rüssel ergreift. Wenn nun aber auch nach alledem es KLEINENBERG, die Structur der *Lopadorhynchus*-Drüsen zu erkennen, versagt blieb, so glückte ihm doch der wichtige Nachweis ihrer Genese. Er konnte nämlich verfolgen, wie sich die 3 Drüsen vom Schlunde abschnüren und zu Schläuchen auswachsen. Wichtig ist dieser Nachweis deshalb, weil es Schlunddrüsen oder Speicheldrüsen gibt, welche einen hiervon fundamental verschiedenen Ursprung haben, indem sie aus vordersten Nephridien hervorgehen. Solche Peptonephridien, wie man sie genannt hat, kommen insbesondere bei Oligochäten vor, wo auch BEDDARD ihre Umwandlung embryologisch festzustellen vermocht hat. Ich verweise auf die ausführliche Darstellung dieses Autors in seiner Monographie der Oligochäten (95, p. 46). (Dadurch, dass durch KENNEL auch für *Peripatus* der Nachweis geliefert wurde (84, p. 41), dass die mächtigen Speicheldrüsen dieses Thieres aus den Nephridien des 2. Rumpfsegmentes hervorgehen, gewinnen diese Facta eine um so höhere Bedeutung. Ich gedenke indessen hier nicht näher auf die morphologisch und physiologisch gleicherweise interessanten Functionswechsel dieser Drüsen einzugehen, weil ich mich schon in einer früheren Publication (87, p. 371—403) eingehend damit beschäftigt habe.) Ausser bei den genannten sind noch bei einer grossen Anzahl anderer Chätopoden Schlunddrüsen beschrieben worden. Da aber die betreffenden Arbeiten weder die feineren Structurverhältnisse, noch die Natur des Secretes berücksichtigen, so lassen sie sich auch für unsere hier vorliegenden Probleme nicht verwenden.

Verlassen wir nun den engen Kreis der Chätopoden, so werden wir vor Allem ihrer nahen Verwandten, der Hirudineen, gedenken müssen, wo ja die Existenz eines hämophilinen Secretes überhaupt zuerst nachgewiesen wurde. HAYCRAFT (84, p. 478), dem wir diesen so interessanten Nachweis zu verdanken haben, vermochte selbst die wahren Quellen des Secretes nicht aufzufinden, was um so auffälliger erscheint, als ja die Schlunddrüsen oder Speicheldrüsen von *Hirudo* längst bekannt waren. Allerdings in unzureichender Weise, indem erst BERTELLI



nicht BUTELLI, wie LEUCKART 93, p. 629, und auch nicht BOTELLI, wie FÜRTH 03, p. 179 schreibt) und sodann LEUCKART unabhängig voneinander das Mündungsverhältniss dieser Drüsen genauer erforscht haben. Beide haben übereinstimmend festgestellt, dass diese Mündung nicht in den Pharynx hinein, sondern im Bereiche der Kiefer erfolgt, so dass das Secret unmittelbar mit der Wunde und mit dem gesogenen Blut in Berührung kommen kann. Aus dem Vorhergehenden weiss man, dass bei *Ich.* diese Verhältnisse ähnlich sind; denn auch bei ihm münden die Schlunddrüsen nicht mehr, wie bei seinen nächsten Verwandten, den Syllideen, in den Schlund, sondern unmittelbar neben den (die Stelle der *Hirudo*-Kiefer einnehmenden) Stiletten, so dass auch hier das Secret direct zur Wunde gelangen und mit dem gesogenen Blute sich vermischen kann. In der neuen Auflage seines Lehrbuches hat sodann LEUCKART (93, p. 625—636) eine sehr eingehende Beschreibung des gesammten Organsystems geliefert. Die einzelligen Drüsen liegen über dem Ösophagus im perivisceralen Bindegewebe, vielfach von den Radiärmuskeln durchsetzt, dicht gehäuft. Von gestreckter Kugelform, setzt sich jede dieser Zellen in eine verschieden lange Röhre fort, welche sich ihrerseits mit solchen benachbarter Zellen zur Bildung eines immerfort wachsenden Bündels vereinigt, und auch diese Bündel treten zu stärkeren Zügen zusammen, bis schliesslich die ganze Menge der Speichelgänge, vielleicht Tausende, in einige wenige Stränge von ansehnlicher Dicke sich sammelt, welche dann ihrerseits zu den Kiefern verlaufen. Es könnte auf den ersten Blick hin scheinen, als ob der Aufbau dieser Drüsen von dem der im Vorhergehenden betrachteten wesentlich verschieden sei. Thatsächlich ist das aber gar nicht der Fall, indem der ganze Unterschied darauf hinausläuft, dass bei *Ich.* und den Syllideen, dank ihrem geräumigen Cölom, die einzelnen Drüsenkolben zu mehreren Drüsen zusammengefasst, bei den Hirudineen dagegen, wo das Cölom durch ein Parenchym erfüllt wird, jene Drüsenkolben im Parenchym zerstreut liegen. Das Wesentliche, nämlich die gemeinsame Mündung aller dieser Drüsen im Bereiche der Mundöffnung oder der Kiefer, bleibt von dieser topographischen Differenz unberührt. Auf Grund seiner anatomischen Befunde schloss LEUCKART (93, p. 632):

»Dass es das Secret der in Vorstehendem beschriebenen Drüsenapparate, und zwar zunächst, vielleicht sogar ausschliesslich das der Speicheldrüsen ist, welches, wie HAYCRAFT vor einigen Jahren auf experimentellem Wege für unseren medicinischen Blutegel nachgewiesen, die Gerinnbarkeit des Blutes aufhebt, kann keinem Zweifel unterliegen.«

Vollends wurde aber jeder derartige Zweifel beseitigt durch die darauffolgende Untersuchung BERTELLI's<sup>\*)</sup> (96, p. 147—164). Dieser Forscher hat nämlich von 30 Egelu die Schlunddrüsen frei präparirt, in der bekannten Weise mit Alcohol behandelt, wässrig extrahirt und Kaninchenblut zugesetzt. Das Blut gerann nicht. Und zu gleichem Resultate führte ein Controllversuch mit dem wässrigen Extracte frischer Drüsen. Weiter wurden die die sogenannten Lippendrüsen enthaltenden Ober- und Unterlippen isolirt und festgestellt, dass das nach beiden

---

<sup>\*)</sup> Diese experimentell entscheidende Arbeit hat FÜRTH in seinem Literaturverzeichniss (03, p. 181) nicht aufgeführt. Indem ich dies Versehen berichtige, möchte ich nicht unterlassen, dankbar anzuerkennen, von wie grossem Nutzen mir das längst als Desiderat empfundene FÜRTH'sche Werk gewesen ist.

Methoden aus ihnen gewonnene Extract die Gerinnung desselben Blutes nicht verhindert. In dieser Abhandlung vervollständigt auch BERTELLI seine, sowie LEUCKART's frühere Angaben über die Mündung der Drüsen. Besonders interessant ist, dass er dieselben Secretkörner, welche die Zellen der Schlunddrüsen erfüllen und auch in deren Ausführungsgängen vorkommen, aus den freien Kiefferrändern austreten sah und (96, p. 152) mit Recht daraus schloss:

»Le granulazioni che sono accolte nel citoplasma devono essere considerate come prodotto di secrezione perchè si ritrovano nei dotti escretori e possiamo sorprenderle mentre si rendono libere nella vena orale.«

Ich erinnere daran, dass ich (vergl. oben p. 61) in ganz übereinstimmender Weise auch die Secretkügelchen der *Ich.*-Schlunddrüsen austreten und sich im Stiletbereiche ansammeln sah.

Eine nicht minder wichtige Abhandlung über die Blutigeldrüsen wurde kurz danach durch APÁTHY (97a, p. 1—41) veröffentlicht. Wie BERTELLI experimentell so hat APÁTHY auf Grund einer sehr eingehenden anatomischen Untersuchung festgestellt, dass als Quellen des anticoagulirend auf das Blut wirkenden Secrets allein die Schlunddrüsen oder Halsdrüsen (wie er sie nennt) in Betracht kommen können. Aber der Schwerpunkt des APÁTHY'schen Beitrages liegt in der genauen, mit allen Hilfsmitteln der modernen Technik ausgeführten histologischen Untersuchung der Drüsenzellen und ihres Secretes. Ich habe zwar die entsprechenden Drüsen von *Ich.* entfernt nicht gleich eingehend bearbeitet; aber dazu reichen doch meine Ergebnisse aus, um zu constatiren, dass im Wesentlichen hinsichtlich der Structur der Zellen sowohl, als auch derjenigen des Secrets eine weitgehende Übereinstimmung mit dem entsprechenden Verhalten von *Hirudo* herrscht. Insbesondere hinsichtlich des wesentlichsten Elements, der Secretkügelchen, scheint mir sogar die Übereinstimmung eine vollständige zu sein, was ja auch in Anbetracht der nahen Verwandtschaft zwischen Chätopoden und Hirudineen sowie in Anbetracht der identischen Functionen der beiderseitigen Drüsen durchaus verständlich erscheint. Nur in einem Punkte vermag ich APÁTHY nicht beizustimmen. Er beginnt nämlich seine Abhandlung mit den Worten: »Die sogenannten Speicheldrüsen der Hirudineen nenne ich wegen ihrer weiter unten für *Hirudo* genauer zu schildernden Lage im Körper des Thieres Halsdrüsen.« Wollten wir alle hierhergehörigen Drüsen, genau entsprechend ihrer jeweiligen besonderen topographischen Beziehungen, umbenennen, wie viele neue Namen müssten geschaffen werden! Und die auf wirklichen genetischen Verschiedenheiten beruhenden Unterscheidungen nöthigen uns ja ohnedem schon oft genug die Bildung neuer Termini auf. Die Speicheldrüsen der Hirudineen sind den Speicheldrüsen oder besser den Schlunddrüsen der übrigen Anneliden (abgesehen von den Peptonephridien) unzweifelhaft homolog, und es ist dringend zu wünschen, dass sie auch fernerhin im morphologischen Sinne diesen Namen behalten. Physiologisch gehören sie zu den hämophilinen Drüsen; ich sage physiologisch, weil, wie aus dem nachfolgenden Kapitel hervorgehen wird, auch Drüsen von durchaus anderer morphologischer Dignität als hämophiline in Betracht kommen können.

Das Vorhergehende war schon niedergeschrieben, als mir eine Abhandlung von SPIESS über den Darmcanal von *Hirudo*, welcher ich noch in einem folgenden Theil

zu gedenken haben werde, zu Gesicht kam. SPIESS gibt (03, p. 153—160) eine gute Zusammenstellung alles dessen, was über die *Hirudo*-Schlunddrüsen und ihr Secret publicirt worden, und citirt überdies für die Zusammenfassung der betreffenden Literatur die mir nicht zugängliche Schrift von ARTHUS, Coagulation du Sang, Collection Scientia, Carré, Paris. Ich war in Folge dessen schon entschlossen, meine im Vorhergehenden über *Hirudo* gegebene Übersicht wieder zu streichen, als mich eine gleichzeitig erschienene Arbeit von FRANZ über den die Blutgerinnung aufhebenden Bestandtheil des medicinischen Blutegels hiervon wieder abbrachte. In dieser physiologisch sehr interessanten Arbeit, auf die ich ebenfalls im Physiologischen Theil noch zurückzukommen haben werde, wird nämlich, was das anatomische Verhalten der Schlunddrüsen betrifft (03, p. 349), lediglich auf BRANDT und RATZBURG's Medicinische Zoologie vom Jahre 1833 recurrirt. Von den Arbeiten LEUCKART's, BERTELLI's und APÁTHY's scheint Autor keine Ahnung gehabt zu haben, und unter solchen Umständen, dachte ich, kann meine Zusammenfassung wohl stehen bleiben und mit zur besseren Kenntniss des anatomischen Sachverhalts beitragen helfen. FRANZ hat (03, p. 362) für die von ihm wohl zum ersten Mal annähernd rein dargestellte, anticoagulirend wirkende Substanz der *Hirudo*-Drüsen den von JACOBY gegebenen Namen Herudin angewandt. Wenn ich trotzdem LEDOUX's älteren Namen, Hämophilin, beibehalte, so geschieht es nicht etwa nur der Priorität halber, sondern hauptsächlich aus dem Grunde, weil Hämophilin, als allgemeiner Begriff, so viel besser für die bei so verschiedenen Thieren nachgewiesene, der Blutgerinnung entgegenwirkende Substanz passt. Herudin mag dann speciell das *Hirudo*-Product pharmakologisch bezeichnen.

## 6. Die hämophilinen serialen Drüsen.

Lateral, im 1. und 2. Segmente, liegt noch Ein Paar im Bereiche des 1. Parapods mündender Drüsen (Taf. 4 Fig. 10 1. *HsDr*), welche abgesehen von ihrer viel geringeren Grösse in so hohem Maasse mit den benachbarten Schlunddrüsen übereinstimmen, dass sie mir ohne Weiteres als drittes, seitliches Paar solcher erschienen wären, wenn nicht ihre Mündung eine solche Auffassung bedenklich gemacht hätte; denn, wie sollte Ein Paar dieser Drüsen dazu kommen so weit vom Schlund abzurücken, in das Parapod einzudringen und in dessen Bereiche auszumünden? Bald ergab sich denn auch, dass diese Bedenken vollauf gerechtfertigt waren, indem es mir gelang, dem ganzen Körper entlang, in jedem Segmente Ein ähnliches, wenn auch in der Regel in viel geringerem Grade ausgebildetes Drüsenpaar und somit eine besondere seriale oder segmentale Drüsenkategorie nachzuweisen (Taf. 4 Fig. 10 2.—4. *HsDr*). Das erste, allein zur Ausmündung gelangende und daher auch (wenigstens



hämophilin) allein fungirende Paar soll nun zunächst beschrieben werden. Ähnlich den Schlunddrüsen haben auch die seitlichen hämophilinen Drüsen (wie ich das 1. Paar der serialen Drüsen im Gegensatze zu jenen bezeichnen will die Form von Keulen (Taf. 4 Fig. 17), nur mit dem Unterschiede, dass die proximalen Theile dieser Keulen keine Verjüngung aufweisen, sondern bauchig abgerundet enden. Sehr bedeutend ist, wie aus der oben p. 60 abgedruckten Tabelle hervorgeht, der Grössen-Unterschied. Während die dorsalen Schlunddrüsen eine Länge von  $380\ \mu$  und eine grösste Breite von  $90\ \mu$  und die ventralen eine Länge von  $260\ \mu$  und eine grösste Breite von  $65\ \mu$  erreichen können, beschränken sich die entsprechenden Maxima der seitlichen Drüsen auf  $120\ \mu$  und  $40\ \mu$ . Wie schon oben p. 27 und p. 59 vorgreifend erwähnt wurde, gilt der aus dem Verhalten des Pharynx und der Schlunddrüsen bei verschiedenen alten Thieren gewonnene Satz, dass diese in erster Linie bei der Nahrungsaufnahme beteiligten Organe schon in frühen Stadien ihren Maximalmaassen nahe kommen, auch für die seitlichen hämophilinen Drüsen. Sehen wir doch in unserer Tabelle p. 60 bei Juvenes von  $\frac{1}{2}$  mm Länge und 6 Segmenten bereits die Durchmesser  $\frac{72}{36}$  und bei solchen von 3 mm Länge und 38 Segmenten die Durchmesser  $\frac{100}{48}$ , was der vollen Ausbildung entspricht, indem 9—10 mm lange und 67, resp. 82 Segmente zählende Thiere auch keine grösseren Durchmesser der Drüsen aufweisen. Hinsichtlich ihrer Lage wurde schon hervorgehoben, dass die seitlichen Drüsen das 1. und 2. Segment einnehmen, und zwar derart, dass der zur Mündung verlaufende sich durch das 1., und der kolbige Theil durch das 2. erstreckt. Dass aber diese Drüsen ursprünglich allein dem 1. Segmente angehörten, wird dadurch bewiesen, dass das 2. Segment, ebenso wie die nachfolgenden mit eigenen serialen Drüsen, wenn auch in unausgebildeter Form ausgerüstet ist (Taf. 4 Fig. 10 2. *HsDr*). Es ist aber lediglich der überragenden Grösse des 1. allein fungirenden Paares einer- und den winzigen Dimensionen des 1. verkümmerten Körpersegments andererseits zuzuschreiben, dass der kolbig angeschwollene Theil der betreffenden Drüsen im 2. Segment Raum für sich in Anspruch nehmen musste. Die Mündung liegt ventral auf der Vorderfläche der Basis des 1. Parapods, also in einer Region, welche bei vollkommener Ausbildung des Saugnapfes in die Flossenhöhle hinein zu liegen kommt. Ausschlag gebend für die hämophiline Natur der seitlichen Drüsen ist ihre Structur, indem diese vollkommen mit derjenigen der Schlunddrüsen übereinstimmt. Sehen wir doch in beiden gleicherweise nicht nur die Hülle mit dem Fachwerk, sowie die die Form des Gesamttorgans imitirenden Drüsenzellen nebst ihren Secretstrassen, sondern auch das so charakteristische Secret in Form der  $1\text{—}2\ \mu$  grossen tingirbaren Kügelchen (Taf. 4 Fig. 17 und 19); diese Übereinstimmung erstreckt sich sogar auf jene oben p. 62 erwähnte charakteristische Modification, welche häufig an einem Theile der Schlunddrüsen-Kerne sich geltend macht und diesen ein maulbeerförmiges Ansehen verleiht, indem einzelne Kerne der seitlichen Drüsen eine ganz ähnliche Umwandlung erleiden (Taf. 4 Fig. 10 1. *HsDr*).

Nachdem wir so das 1. allein fungirende Paar der serialen hämophilinen Drüsen, welche von den medial gelegenen Schlunddrüsen als seitliche hämophiline Drüsen unterschieden wurden, kennen gelernt haben, sollen die in den folgenden Segmenten enthaltenen, derselben Kate-

gorie zugehörigen Drüsen in's Auge gefasst werden. Sie bestehen in der Regel, ähnlich den unmittelbar unter ihnen gelegenen, im nächsten Kapitel zu schildernden Spinndrüsen aus je Einem innig verbundenen Zellenpaare, nur mit dem Unterschiede, dass die beiden Zellen nicht wie bei den ausgebildeten, fungirenden Spinndrüsen von einer gemeinsamen, zu einer Mündung führenden Hülle umschlossen sind (Taf. 4 Fig. 10 2.—4. *HsDr* und Fig. 18). Im höchsten Stadium der Ausbildung, welche diese Drüsen-Zwillinge überhaupt erreichen, haben sie die Form schlanker Keulen, deren verjüngte Hälse latero-ventral vorn mit der Parapodwand verschmelzen können (Taf. 4 Fig. 23 und Taf. 9 Fig. 6 *HSDr*), also an einer Stelle des Parapods, welche derjenigen entspricht, wo die fungirenden Drüsen des 1. Segments zur Ausmündung gelangen (Taf. 4 Fig. 10 und Taf. 9 Fig. 3 1. *HsDr*). Niemals ist es mir aber gelungen, für die hinter dem 1. Segmente gelegenen Drüsen ähnliche Mündungen nachzuweisen. Nur ein Theil der serialen Drüsen erreicht diese relativ hohe Ausbildung; ein anderer verharrt auf einem viel ursprünglicheren Stadium, indem das Zellenpaar abgerundet, ohne Verbindung mit der Parapodwand, mehr medial in der Parapodhöhle, ja in einzelnen Fällen sogar unmittelbar neben dem Bauchstrange gelegen ist (Taf. 2 Fig. 6, Taf. 4 Fig. 21, Taf. 5 Fig. 7, Taf. 7 Fig. 7 und Taf. 9 Fig. 8 *HsDr*). Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass wir in diesen rundlichen Zellenpaaren Anlagen serialer Drüsen vor uns haben, deren Weiterentwicklung eine Hemmung erfahren hat. Das Auftreten dieser verschiedenen Entwicklungsstadien innerhalb der Segmentreihe ist ein durchaus regelloses. Eine grosse Zahl von Segmenten kann gleicherweise keulenförmige, mit der Parapodwand verwachsene Drüsen aufweisen, und davor oder dahinter können, unvermittelt, Ein oder auch viele Paare rundlicher und unabhängig gebliebener Doppelzellen vorausgehen, resp. nachfolgen (Taf. 4 Fig. 18 *A* und 18 *B*). Es können sogar in einem und demselben Segmente die beiderseitigen Drüsen in solch verschiedenen Stadien auftreten. Und all das lässt sich ebenso an jungen wie an alten Thieren, bei ♂ wie bei ♀ übereinstimmend constatiren. Abgesehen von den erwähnten Fällen, wo sie unentwickelt, am Eingange der Parapodhöhle, in der Nähe der Bauchstrangganglien angetroffen werden, liegen unsere Drüsen in der Parapodhöhle, und zwar unmittelbar über den Spinndrüsen und unter dem parapodialen Darmdivertikel und Chätopodium (Taf. 2 Fig. 6, Taf. 4 Fig. 21 und 23, und Textfigur 8 p. 11 *HsDr*). In Bezug auf ihre Grösse lassen sich nicht leicht absolute Angaben machen, weil je nachdem die Doppelzellen rundlich geblieben oder keulenförmig ausgewachsen sind, und je nachdem ferner die beiden Zellen sich decken oder verschoben liegen, sehr verschiedene Maasse resultiren. Indem ich daher wegen dieser absoluten Maasse auf die betreffenden Figuren verweise, genüge es, hervorzuheben, dass die hinteren serialen (unausgebildeten, aus Doppelzellen bestehenden Drüsen den vielzelligen (ausgebildeten) des 1. Segments an Grösse meist bedeutend nachstehen und auch nur in seltenen Fällen den Spinndrüsen an Grösse nahekommen. Von grossem Interesse ist, dass sowohl die unausgebildeten rundlichen, als auch die weiter entwickelten flaschenförmigen serialen Drüsen eine mit den ausgebildeten des 1. Segments durchaus identische Structur aufweisen: dieselben 1—2  $\mu$  grossen Secretkügelchen als Zellinhalt, und auch dasselbe

Gerüstwerk wenigstens in den flaschenförmigen Drüsen (Taf. 4 Fig. 19); ja es fehlen in diesen auch die maulbeerförmig modificirten Kerne nicht. So verhalten sich die serialen Drüsen in der Regel. Es kamen nun aber auch mehrfach hiervon abweichende Fälle zur Beobachtung, Anomalien, die bei einem so ungleichmässig entwickelten Organsysteme wie dem vorliegenden eine erhöhte Bedeutung gewinnen. Bei einem  $\frac{3}{4}$  mm langen, 8 Segmente zählenden Juvenis, wo normalerweise die serialen Drüsen schon wohl ausgebildet zu sein pflegen, fanden sich diejenigen des 1. Segments beiderseits noch als rundliche, im 2. Segment unmittelbar neben den Drüsen dieses Segments gelegene Zellklumpen ohne jede Spur eines Ausführungsganges, und einen ebensolchen vielzelligen Klumpen (anstatt der Doppelzelle) bildete links die Drüse des 3. Segments (Taf. 4 Fig. 11 1.—4. *HsDr*). Bei einem 4 mm langen ♀ ferner war nur die 1. seriale Drüse der rechten Seite ausgebildet, wogegen diejenige der linken, ähnlich wie beim vorhergehenden Thiere auf dem Stadium eines rundlichen, des Ausführungsganges entbehrenden Zellhaufens stehen geblieben war. Endlich begegneten mir bei einem 5 mm langen ♂ im 27. Segmente der rechten Seite eine aus 4 keulenförmigen Zellen bestehende Drüse (Taf. 4 Fig. 18 B). Es zeigen diese Fälle, dass einerseits die in der Regel voll entwickelten Drüsen des 1. Segments, ähnlich denjenigen der nachfolgenden, auf einer minder entwickelten, das Functioniren ausschliessenden Stufe verharren können, und dass andererseits auch diese minder entwickelten eine derjenigen der voll entwickelten nahe kommende Stufe zu erreichen vermögen; mit anderen Worten, dass sich die serialen hämophilinen Drüsen potentiell äquivalent verhalten.

Die Frage, wie diese Drüsen, speciell das 1., in der Regel allein fungirende Paar, dazu kamen, sich den hämophilinen Schlunddrüsen functionell zuzugesellen, resp. die Frage, welcher Function sie ursprünglich gedient haben mögen, ist um so schwerer zu beantworten, als die nicht functionirenden eine mit der der functionirenden durchaus identische Zellens-structur aufweisen, so dass wir sie nicht anders, denn als unausgebildete hämophiline Drüsen bezeichnen können. Und nicht geringere Schwierigkeit bietet die morphologische Beurtheilung. Wir kennen zwar von vielen Polychäten und, besonders ausgebildet, von den nächsten Verwandten unseres Parasiten, von den Syllideen, ein im Bereiche der Parapodien gelegenes segmentales Drüsensystem, nämlich die sogenannten Spinnndrüsen; aber diese sind auch, wie wir gleich im folgenden Abschnitte sehen werden, überaus mächtig bei *Ich.* entwickelt, so dass eine Aufklärung von dieser Seite her ausgeschlossen ist. Und so muss es einer künftigen besseren Kenntniss der vergleichenden Anatomie der serialen Anneliden-Drüsen vorbehalten bleiben, zu entscheiden, ob die serialen hämophilinen Drüsen von *Ich.* spezifische Gebilde, oder aber, was wahrscheinlicher, nur Modificationen einer auch sonst bei Anneliden vorkommenden Drüsenkategorie repräsentiren.



## 7. Die Spinndrüsen.

Die im vorigen Abschnitt beschriebenen serialen, hämophilinen Drüsen liegen zwar im Bereiche der Parapodien; aber es wurden jene gleichwohl nicht im Anschlusse an diese, sondern im Anschlusse an die Schlunddrüsen aufgeführt, weil alles dafür spricht, dass das vorderste, allein ausgebildete Paar der serialen Drüsen einer der der Schlunddrüsen ähnlichen Function zu dienen hat. In gleichem Maasse, wenigstens topographisch, dem parapodialen Systeme zugehörig erscheinen nun die Spinndrüsen; denn ihr distaler Abschnitt nebst Mündung liegt im ventralen Cirrus (Taf. 2 Fig. 6, Taf. 4 Fig. 22 und Taf. 8 Fig. 17 *SpDr*), und wenn ich trotzdem auch die Beschreibung dieser Drüsen nicht derjenigen der Parapodien und Cirren, sondern derjenigen der serialen hämophilinen Drüsen folgen lasse, so geschieht es lediglich aus dem Grunde, um die Contraste der beiden so innig benachbarten und gleicherweise segmental angeordneten Drüsen-Kategorien durch die unmittelbar aufeinanderfolgende Schilderung um so schärfer hervortreten zu lassen.

Während die serialen hämophilinen Drüsen nur im unausgebildeten Zustande zwillingsartige Doppelzellen darstellen, im ausgebildeten dagegen, ähnlich den Schlunddrüsen, als vielzellige schlauchförmige Drüsen erscheinen, stellen sich die Spinndrüsen sowohl im ausgebildeten als auch im unausgebildeten Zustande stets als Doppelzellen dar. Unausgebildet sind aber die Spinndrüsen in den vordersten 3—4 Segmenten, nämlich in denjenigen, wo der ventrale Cirrus fehlt oder doch nur durch rudimentäre Höcker angedeutet ist (Taf. 4 Fig. 10 2.—4. und Fig. 11 1.—4. *SpDr*). Da fehlt ihnen auch mit der Mündung die gemeinsame Hülle, welche alle nachfolgenden, fungirenden Drüsen-Paare zu umschliessen pflegt. Vereinzelt kommen übrigens auch in der mittleren und hinteren Körperregion die Componenten der Doppeldrüsen in voller Ausbildung getrennt, und dann jede mit einer besonderen Hülle versehen, vor. Die Form der Spinndrüsen ist die sehr langgestreckter Keulen, oder besser die von Retorten, indem der nahezu  $\frac{3}{4}$  der Gesamtlänge einnehmende Hals proximal und distal nur geringe Unterschiede seiner Durchmesser aufweist, also sich ziemlich scharf vom Drüsenbauch absetzt (Taf. 4 Fig. 22, Taf. 8 Fig. 17 *SpDr*). Die Grösse der ausgebildeten Drüsen nimmt vom 4. Segment an gegen die Körpermitte allmählich etwas zu und von da gegen das Körperende in höherem Maasse wieder ab; in den Segmenten des nachwachsenden Schwanzendes finden sie sich schliesslich, je nach dem Ausbildungsgrade dieser Segmente, auch in verschiedenem Grade entwickelt. Was die Schwankungen ihrer absoluten Grösse, sei es in den einzelnen Körperregionen eines gegebenen Thieres, sei es bei verschiedenen grossen Thieren, betrifft, so weisen sie bei einem 4 mm langen Thiere in der vorderen Körperregion eine Gesamtlänge (*a*) von 128  $\mu$ , am Drüsenbauch einen grössten Durchmesser (*b*) von 32  $\mu$  und im Bereiche der Mündung einen solchen (*c*) von 16  $\mu$ . In der mittleren Körperregion desselben Thieres betragen

die entsprechenden Maasse *a.* 140  $\mu$ , *b.* 44  $\mu$ , *c.* 20  $\mu$  und in der hinteren Körperregion *a.* 80  $\mu$ , *b.* 16  $\mu$  und *c.* 12  $\mu$ . Bei einem reifen 6 mm langen ♀ betragen in der Körpermitte dieselben Maasse *a.* 220  $\mu$ , *b.* 44  $\mu$  und *c.* 20  $\mu$ . Man sieht, dass es sich bei dem Grössenunterschiede gegenüber dem 4 mm grossen Thiere lediglich um eine Verlängerung der Drüsen handelt, um eine Verlängerung, die mit der bedeutenden durch die Geschlechtsreife bedingten Zunahme des Leibesumfanges nothgedrungen einhergehen muss. In Anbetracht, dass die hämophilinen Drüsen (nebst Pharynx und Stiletten) schon in so jugendlichen Stadien ihrer vollen Ausbildung und Grösse nahe kommen, erschien die Frage von Interesse, wie sich die mit der Ernährung in keiner so directen Beziehung stehenden Spinndrüsen in dieser Hinsicht verhielten. Zahlreiche an Juvenibus von  $\frac{3}{4}$ —1½ mm Länge und 8—20 Segmenten vorgenommene Messungen ergaben für die (am meisten ausgebildeten) Drüsen der Körpermitte die durchschnittliche grösste Breite von 20—28  $\mu$ ; das ist also gegenüber demselben Maasse bei den 4 mm langen und den Erwachsenen ungefähr die Hälfte. Vergleicht man damit auf unserer Tabelle p. 60 den geringen Grössenunterschied, welchen Pharynx und hämophiline Drüsen zwischen den entsprechenden Stadien darbieten, so tritt die beschleunigte Ausbildung der der Nahrungsaufnahme dienenden Organe recht sehr in die Augen.

Während, wie schon erwähnt wurde, der Hals oder Ausführungsgang der Drüse seiner ganzen Länge nach den ventralen Cirrus durchzieht, hat der Drüsenbauch seine Lage in der Parapod-Vorhöhle, und zwar ventral von der serialen hämophilinen Drüse (Taf. 4 Fig. 23 *SpDr*). Was das Lagerungsverhältniss zu den übrigen Organen, sei es in der Parapod-Vorhöhle, sei es im ventralen Cirrus betrifft, so verweise ich auf p. 10—12 sowie auf Textfigur 8 p. 11. Die Mündung der Drüse befindet sich genau am distalen Cirruspole inmitten der keulenförmigen Anschwellungen des hier endenden, oder besser beginnenden sensorischen podialen Nerven (Taf. 7 Fig. 8 und Taf. 8 Fig. 17 *SpDr*).

Die Spinndrüsen von *Ich.* lassen schon im frischen Zustande in hohem Maasse die für die Drüsenkategorie, der sie zugehören, so charakteristische Structur erkennen. Betrachten wir ein lebendes Thier in der Rückenlage unter entsprechender Vergrösserung, so treten die sämmtlichen Spinndrüsen scharf durch ihren fasrigen, seidig glänzenden Inhalt hervor. Im Ausführungsgange haben diese Fasern in der Regel einen parallel gerichteten Verlauf, im kolbigen Theil der Drüse dagegen erscheinen sie in verschiedenen Richtungen spiralig aufgewunden (Taf. 4 Fig. 22). Auf Druck, zuweilen auch spontan, entladen die Drüsen einen Theil dieses ihres Inhaltes in Form kräftiger, aus der Mündung hervorquellender Stränge. Diese Stränge können aus verschieden dicken continuirlichen Fäden, oder auch aus einer grossen Menge spindelförmiger Körperchen bestehen, in welchem letzterem Falle die Faden-Continuität derart erreicht wird, dass die verjüngten Enden je 2 aufeinanderfolgender Spindeln fest aneinanderhaften. Ferner begegnet man im ausgetretenen Spinndrüsensecret überaus zahlreichen Stäbchen und Spindeln verschiedenster Grösse, welche theils frei, theils von einer Hülle umschlossen sind. Diese Hüllen scheinen ein Product des Spinnstoffes darzustellen, und zwar ein zufälliges, indem die Stäbchenkapseln nach Form, Grösse und Vorkommen keinerlei Regel

erkennen lassen. Die Fadenstructur der Drüsen tritt auch in den fixirten Präparaten scharf hervor, so dass sie in Längsschnitten fein gestreift (Taf. 4 Fig. 24 und Taf. 9 Fig. 7 *SpDr*) und auf Querschnitten fein punctirt (Taf. 4 Fig. 25) erscheinen und sich dadurch sowie durch ihre Resistenz Farbstoffen gegenüber überaus scharf von ihren Nachbarn, den mit Secretkügelchen gefüllten und in der Regel kräftig tingirten hämophilinen Drüsen, abheben. In der Basis jeder Drüse pflegen, ihrer Doppelzellennatur entsprechend, zunächst 2 durch ihre Grösse ausgezeichnete Kerne in die Augen zu fallen; bei genauerer Untersuchung aber ergibt sich, dass in demselben Bereiche noch mehrere ähnliche, jedoch etwas kleinere Kerne vorkommen, über deren Herkunft und Bedeutung ich aber nicht in's Klare zu kommen vermochte. Man könnte vermuthen, dass sie von dem gerade an dieser Stelle den Drüsen innig anliegenden, gleich zu beschreibenden Spinndrüsen-Ganglion abstammen. Aber dagegen spricht, dass ähnliche Nester kleiner Kerne auch bei einzelnen hämophilinen serialen Drüsen, welche doch der Ganglien entbehren, vorkommen (Taf. 4 Fig. 24 und 19). Ventral und proximal werden die Drüsen von einer Haube überaus kleiner Zellen überzogen (Taf. 4 Fig. 21 *SpDrG.*), Zellen resp. Kerne, welche in so hohem Maasse mit denjenigen der benachbarten Parapodganglien übereinstimmen, dass ich sie zunächst miteinander verwechselte. Erst nach Auffindung des im Abschnitte Nervensystem zu beschreibenden Spinndrüsen-Nerven (Taf. 5 Fig. 13 und Taf. 8 Fig. 16 *SNv. 1*) ist mir auch die Bedeutung dieser Zellenhaube klar geworden: sie bildet das Spinndrüseganglion. Einer Aufhellung der Beziehungen zwischen Nerv, Ganglion und Drüse stand aber die ausserordentliche Kleinheit der betreffenden Elemente im Wege.

Die Spinndrüsen der Anneliden können dreierlei Function haben: es kann nämlich ihr Secret zur Herstelluug von Fangnetzen, von Wohnröhren, oder aber zum Ankleben dienen. Die beiden ersteren Functionsweisen müssen angesichts der Lebensweise unseres Parasiten als ausgeschlossen gelten, wogegen die dritte sich als zutreffend erweist. Versucht man nämlich von der Flosse befreite, in Glasgefässen gehaltene Thiere mit einer Pipette aufzufangen, so gelingt dies in der Regel nicht; man muss sie zuerst unter Überwindung eines nicht geringen Widerstandes von der Wand des Gefässes ablösen. Hat man sie aber auf diese Weise in die Pipette gebracht, so bleiben sie in vielen Fällen wiederum an den Wandungen dieser haften, und zwar so fest, dass es eines wiederholten kräftigen Ein- und Ausspritzens von Wasser bedarf, um sie wieder flott zu machen. Dieses Festhaften besorgt aber das klebrige Secret der Spinndrüsen. Natürlich vermögen sich unsere Thiere ebenso wie an den glatten Glaswänden auch an der glatten Aalhaut festzukleben, und der Nutzen dieses Vermögens ist einleuchtend. Würden nämlich die Würmer, anstatt mit ihrer ganzen Bauchfläche dem Wirthe angeschmiegt zu liegen, beständig frei pendeln, so wären sie leicht das Opfer der zahlreichen verschiedenen, auf Würmer etc. Jagd machenden Feinde. Und einen weiteren Vorthail dürfte auch noch dieses Ankleben dadurch bieten, dass es (nebst dem Saugnapf) die in die Haut des Aales eingebohrten Mundtheile des Parasiten vor Zerrungen schützt.

Im Gegensatze zu den serialen hämophilinen Drüsen lassen sich (wie schon am Schlusse des vorhergehenden Abschnittes erwähnt wurde) die Spinndrüsen einer bei Anneliden weit



verbreiteten Drüsenkategorie einreihen, welche auch bei den nächsten Verwandten von *Ich.*, den Syllideen, in durchaus übereinstimmender Weise im Ventralcirrus vorkommt (vergl. MALAQUIN 93, p. 88 glandes pédieuses). Ich gehe aber hier nicht weiter auf das Vergleichend-Anatomische dieser Drüsen ein, weil das in einer meiner früher publicirten Arbeiten (87, p. 299—422) im Anschlusse an eine Untersuchung über stab- und fadenförmige Secrete bereits in ausführlicher Weise geschehen ist.

## 8. Die Podien.

Man sollte erwarten, dass ein Parasit, welcher so wie *Ich.* von der frühesten Jugend an dauernd an einem Woonthier festgeheftet lebt, vor Allem in seinen Locomotions-Organen tiefgehende Wirkungen des Nichtgebrauchs, also der Rückbildung zeigen werde. Im Gegentheil: sein parapodiales System ist so stark ausgebildet, dass es nahezu die Hälfte des Körpervolums einnimmt. Und wenn auch ein erheblicher Theil dieser Volums-Entfaltung durch die in die Parapod- und Cirrushöhlen eingedrungenen Darmdivertikel verursacht worden ist, so stellen sich doch auch, abgesehen davon, die specifisch podialen Theile noch immer in überraschend hoher Ausbildung dar. Insbesondere gilt das für die Muskulatur. Es mag wohl paradox erscheinen, dass gerade bei einem parasitisch lebenden Ringelwurme ihr Verhalten zur Einsicht geführt hat, dass unsere bisherigen Kenntnisse über den locomotorischen Apparat der Anneliden-Extremität durchaus lückenhaft und zum grossen Theil unzutreffend sind. Aus dem eingehenden Studium gelungener Präparate in Verbindung mit der Beobachtung der fungirenden Organe ergab sich nämlich das Vorhandensein durchaus unabhängiger Muskulatur 1. für den Fussstummel, also für das Parapodium *s.str.*, 2. für die Acicula, 3. für die Borstendrüsen resp. für ihre Borstenbündel, und 4. für die Cirren. Die sich sowohl anatomisch als auch embryologisch vielfach manifestirende Selbständigkeit von Parapodium und Chätopodium erhält dadurch auch von Seiten des Muskel-Systems eine gewichtige Stütze. Um aber in der nachfolgenden Darstellung die Unabhängigkeit der verschiedenen Muskulaturen ohne beständige Wiederholungen und Erläuterungen zum Ausdruck bringen zu können, ist eine schärfere Definition und Nomenclatur der Anneliden-Extremität unerlässlich. Die Unterscheidung von Parapodium und Chätopodium rührt von KLEINENBERG (86, p. 33) her und war unzweifelhaft eine glückliche. Aber, als dieser Autor den neuen Begriff »Chätopodium« schuf, musste er entweder auch für Parapodium minus Chätopodium einen neuen Terminus aufstellen, dann konnte Parapodium fortfahren beide zu bezeichnen, oder aber er musste den Begriff Parapodium entsprechend einengen und für die Gesamt-

Extremität einen neuen Ausdruck suchen. Ich hole dies Versäumniss, und zwar im letzteren Sinne nach, in der Überzeugung, dass damit zugleich einem Übelstande in der Anneliden-Anatomie überhaupt abgeholfen wird.

Für die Anneliden-Extremität in toto schlage ich den Namen Anneliden-Podium zur Unterscheidung von Podien anderer Wirbelloser vor; wo aber kein Missverständniss möglich, kann einfach Podium gebraucht werden. Das Anneliden-Podium besteht dann, wie nebenstehende Textfigur 13 erläutert, aus folgenden Theilen: 1. aus dem Parapodium, also aus jenem vom Hautmuskelschlauch gebildeten Auswuchse mit eventuell specifischen Anhängen wie Lippen, Styloid etc., der insbesondere dem Begriff Fussstummel zu Grunde lag; bei bisticher Anordnung hat man weiter ein dorsales und ein ventrales

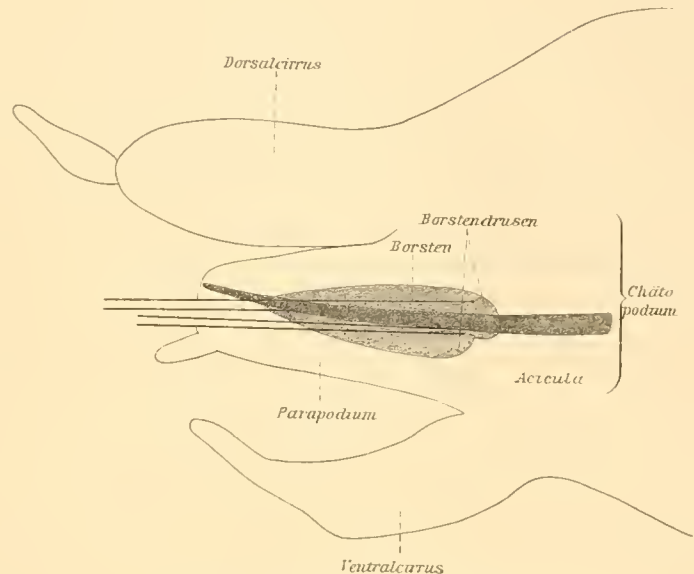


Fig. 13. Umriss eines Podiums.

Parapodium oder ein Notopodium und Neuropodium zu unterscheiden; 2. aus dem Chätopodium oder, wo mehrere vorhanden sind, den Chätopodien, welche sich ihrerseits aus den Borstendrüsen, den Borsten und der Acicula oder, wo deren mehrere auftreten, den Aciculis zusammensetzen; 3. endlich aus den Cirren und Kiemen.

Im Nachfolgenden werde ich der Reihe nach a) das Parapodium, b) das Chätopodium, c) die Borsten, d) die Cirren und e) ihre Innervation in eben so vielen Kapiteln gesondert schildern. Die Borsten bilden zwar einen integrierenden Theil des Chätopodiums; aber in Anbetracht ihrer hohen systematischen Bedeutung habe ich sie zum Objecte einer ausführlichen Studie gemacht, die besser für sich selbst steht. Den Schluss endlich werden vergleichende Bemerkungen bilden. Die Resultate meiner Studien über den Modus der Locomotion habe ich in den physiologisch-biologischen Theil verwiesen.

## a. Das Parapodium.

*Ich.* gehört zu denjenigen Anneliden, welche in jedem Segmente jederseits nur Ein Parapodium (welches man als das ventrale der bistichen anzusehen pflegt) zur Ausbildung gebracht haben; seine Parapodien sind daher monostich angeordnet. Die Podien solcher Anordnung können je nach dem Vorhandensein von Einem oder von zwei Chätopodien uni-

oder biremal sein. *Ich.* hat zwar, wie wir unten sehen werden, zwei vollständige Borstendrüsen und Borstenbündel, aber diese sind sehr innig aneinandergelagert, nur mit Einer Acicula verbunden, und überdies lässt das Parapodium keinerlei Anzeichen von Zwiespältigkeit erkennen. Wenn daher auch die Zweizahl der Borstendrüsen auf eine biremale Anordnung hinweist, so erscheint doch in seiner jetzigen Configuration das Parapodium von *Ich.* als uniremales (Taf. 4 Fig. 2 und Textfigur 13 p. 75).

In ihrer vollen Ausbildung haben die Parapodien von *Ich.* die Form stumpfer Pyramiden, welche mit ihrer Basis breit dem Körper aufsitzen, fast rechtwinklig abstehen und distal, wo sie sich zu ihrer Verbindung mit dem Chätopodium einstülpen, schräg abestutzt enden. An der tiefsten Stelle dieser Abschrägung, und zwar ventro-caudal läuft das Parapod in einen

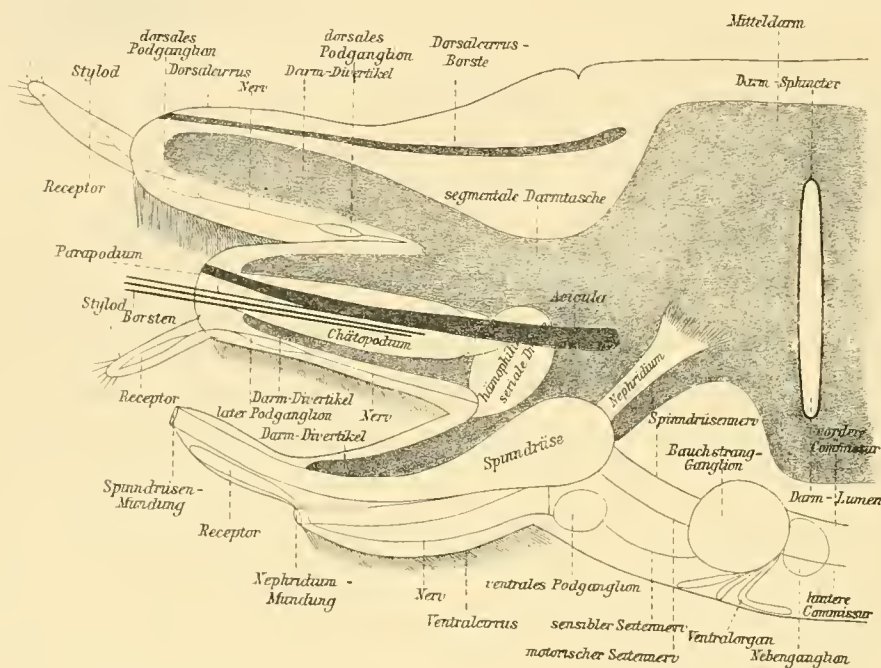


Fig. 8. Auf einen Querschnitt projicirtes Schema sämtlicher Organe eines typischen Segmentes in dorso-ventraler Aufeinanderfolge, mit Ausnahme der Stammes- und Podiummuskeln. Darm nebst Taschen und Divertikeln schattirt.

conischen Fortsatz aus (Taf. 5 Fig. 7 und 8 *Sd*), welcher eben solche Sinneshaare trägt wie die Rückencirren und Antennen. Solche parapodiale Fortsätze werden von den Autoren je nach Form und Vorkommen bald als Lippen, bald als Züngelchen bezeichnet; Pruvot und RACOVITZA haben für die mit Sinneshaaren besetzten Anhänge der Cirren den Namen Stylode geschaffen (vergl. p. 10), und es scheint mir am zweckmässigsten, den fraglichen Anhang ebenso zu bezeichnen. Dieses Parapod-Stylod wird vom lebensfrischen Thiere (ebenso wie das der Rückencirren) häufig hin und her bewegt. Ein ziemlich kräftiger, aus der Parapodwand entspringender, ventro-distad verlaufender und sich an der Basis des Stylods inserirender Muskel (Taf. 5 Fig. 12 *SdM*) vermittelt diese Bewegung. Der Stylodnerv (Taf. 5 Fig. 12 *SdNv*) verläuft ventro-caudad im Parapodium (Textf. 8 und Abschnitt Nervensystem). Ventro-



caudad ist ferner ein von der Basis bis zur Spitze reichender Streif des Parapodiums (ebenso wie bei den Cirren) mit kleinen, aber lebhaft schwingenden Cilien bedeckt (Textfigur 8). Das erste, unmittelbar hinter den Fühlercirren eingepflanzte Parapodienpaar ist von sehr geringer Grösse, offenbar in Rückbildung begriffen (Taf. 1 Fig. 6 und 9—11); kommt es ja auch bei vollkommener Saugnapfbildung hart an diesen zu liegen (Taf. 2 Fig. 9 und 10). Auch die nächsten 2 oder 3 Paare sind auffallend klein; weiterhin dagegen wachsen ihre Dimensionen so rasch, dass im 10.—12. Segment schon das Maximum erreicht wird, welches bis zum letzten Körperdrittel etwa constant bleibt, um von da allmählich wieder so weit abzunehmen, bis im nachwachsenden Schwanzende nur noch Anlagen einzelner Parapodtheile zu erkennen sind (Taf. 1 Fig. 6 c). Ihrem Aufbau nach stellen sich die Parapodien als reine Hautauswüchse dar (Taf. 9 Fig. 5 und 8 und Taf. 10 Fig. 6—8 *Pd*), welchen eine eigene Muskulatur durchaus abgeht; alle die kräftigen Muskeln, welche die Parapodwände auskleiden, sind nämlich, wie wir weiterhin sehen werden, Ansätze locomotorischer, im Stammescölom entspringender Stränge. Die Parapodhöhle wird von einer sehr dünnen Peritonealmembran ausgekleidet, welche meist nur durch die zugehörigen Kerne kenntlich wird. Soweit wie die Parapodhöhle nicht vom Chätopodium erfüllt ist, wird ihr Raum (ebenso wie der der Cirren) von einem Darmdivertikel eingenommen (Taf. 4 Fig. 2 und 3 *PdDD*). Dass dieses Divertikel aus 3 Abtheilungen besteht und vielfach durch Muskelfäden mit den Parapodwandungen verwachsen ist, wurde bereits in der Darstellung des Verhaltens des Mitteldarmes oben p. 50 hervorgehoben. Sowohl die Darmdivertikel der Parapodien als die der Cirren sind nur zum Theil, allerdings weitaus zum grössten Theil, in den Parapod- resp. Cirrushöhlen enthalten, die proximalen Theile dieser Divertikel sowie noch anderer in jenen Höhlen enthaltener Organe (so der Spinndrüse) haben ihre Lage da, wo die Parapod- und Cirrushöhlen in das Segmentcölom übergehen. Ich nenne diese die Verbindung zwischen Parapod- und Cirrus-Cölom einer- und Segment-Cölom andererseits herstellende Cölompartie Parapod-Vorhöhle.

Ich gehe nun zur Beschreibung der Muskulatur des Parapods über, deren wegen ihrer innigen Beziehungen zur Stammesmuskulatur schon mehrfach, bei Beschreibung dieser oben p. 14, gedacht werden musste. Insbesondere wurde dort schon betont, dass für das typische Segment, also vom 4. ab, wo die Septen aufzutreten beginnen, sich als differenzirendes Merkmal der beiderseitigen Muskelsysteme durchweg das Lagerungsverhältniss erwiesen habe. Es verlaufen nämlich die sämtlichen parapodialen Muskeln unter der Stammesmuskulatur, also im Cölom, und zwar vorwiegend im Bereiche der Septa. Die selbst mit überaus kräftigen, theils dorso-ventrad, theils medio-laterad verlaufenden Muskeln ausgerüsteten Septen bieten den locomotorischen Muskeln die nöthigen centralen Ansatzflächen. Zur Steifung der Flächen trägt ferner in hohem Maasse die bei allen Anneliden das Cölom erfüllende Leibessflüssigkeit bei, deren Stauung durch entsprechende Contractionen der Stammesmuskulatur regulirt werden kann. Dorsal lassen sich 3 parapodiale Muskeln unterscheiden, von welchen der vorderste und hinterste einheitliche Stränge sind, wogegen der mittlere jederseits getrennt entspringt. Der vorderste Muskel verläuft dem vorderen Septum entlang, mit dem er, wenigstens im Bereiche der Median-

linie, fest verbunden ist, um sodann in etwas caudad gerichtetem Verlaufe sich jederseits, unter fächerartigem Zerfall seiner Fasern, rostral am Parapodium etwa auf der Höhe seiner halben Länge zu inseriren (Textf. 14, 15 und Taf. 5 Fig. 2 und 3, sowie Taf. 10 Fig. 1 *PdVZd*). Durch die Contraction dieses Muskels müssen die Parapodien nach vorwärts gezogen werden, weshalb

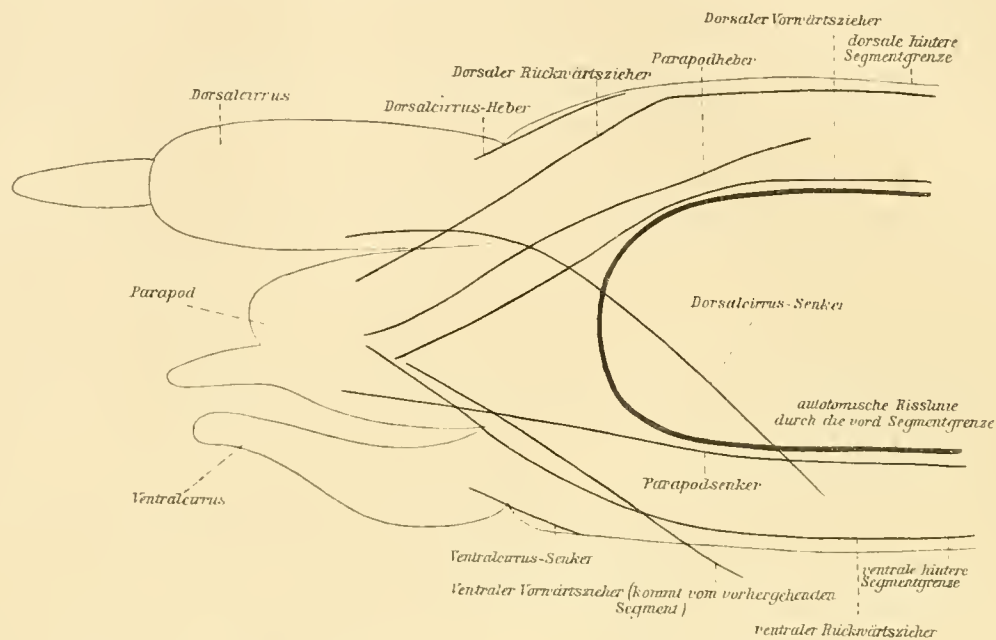


Fig. 14. Schema der Parapod-Muskeln der rechten Hälfte eines autotomisch isolierten Segmentes in Flächenprojection. Verlauf der Muskeln durch Linien angedeutet. Vorderfläche dem Beschauer zugekehrt.

ich ihm den Namen dorsaler Vorwärtszieher gegeben habe. Die mittleren Muskeln (Taf. 5 Fig. 3 *PdH*) entspringen jederseits genau unter der Stelle, wo sich die Ringmuskeln Nr. 1 (die hinteren Autotomuskeln) und Nr. 2 kreuzen (Taf. 5 Fig. 3 *RMd 1* und *RMd 2*), und zwar

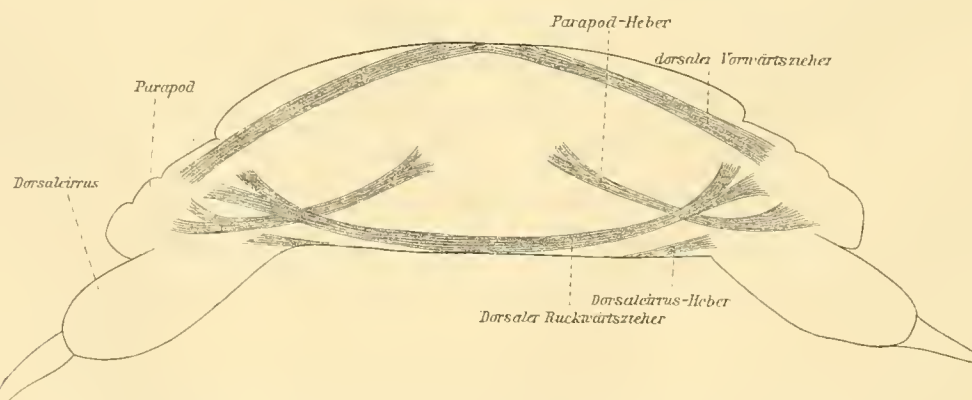


Fig. 15. Die dorsalen Parapodmuskeln eines Segmentes nach Taf. 5 Fig. 2 und 3.

derart, dass ein Faseraustausch zwischen den betreffenden Ring- und Parapodmuskeln statt hat. Von da verläuft jeder der letzteren ähnlich caudad wie der Vorwärtszieher und gelangt nahe an der Parapodspitze dorso-caudad zur Insertion. Die Function dieses Muskelpaares besteht

darin, die Parapodien zu heben, daher der Name Parapodheber. Der dritte, dem hinteren Septum entlang streichende Muskel hat, so wie der darüber gelegene Ringmuskel Nr. 4, einen nahezu rechtwinklig zur Körperachse gerichteten Verlauf. Nachdem er ungefähr die Mitte der Parapodlänge erreicht hat, gabelt er sich derart, dass ein Ast unter fächerartiger Verbreiterung rostrad abbiegt, der andere Ast dagegen mehr distad sich inserirt (Taf. 5 Fig. 3 und Taf. 10 Fig. 7 *PdRZd*, sowie Textfiguren 14 und 15). Durch diesen sehr kräftigen Muskel werden die Parapodien nach rückwärts gezogen, daher sein Name dorsaler Rückwärtszieher. Die Thatsache, dass die dorsalen Vorwärts- und Rückwärtszieher continuirliche Stränge darstellen, legte die Vermuthung nahe, dass sich die Wirkung ihrer Contraction beiderseits simultan geltend mache. Dem ist aber nicht so, wie schon aus dem Verhalten des einen ventralen Antagonisten, des ventralen Vorwärtsziehers, hervorgeht, der aus einem Muskelpaare besteht, und sodann aus der Beobachtung der fungirenden Podien, welche, wie wir weiterhin zeigen werden, nicht simultan, sondern alternirend vor- und rückwärts gezogen werden. Es müssen demnach die einheitlichen dorsalen Parapodmuskeln im Bereiche der Medianlinie so mit den Septen verwachsen sein, dass sie sich beiderseits unabhängig voneinander zu contrahiren und zu expandiren vermögen. Diese Erwägung gilt gleicherweise für die weiterhin zu schildernden einheitlichen ventralen Parapodmuskeln. — So verhalten sich die typischen Segmente, das heisst die mit Septen versehenen; anders die ersten 4, der Septen entbehrenden. Es wurde schon oben bei der Schilderung der dorsalen Ringmuskulatur (p. 16) erwähnt, dass von den zahlreichen, sich so vielfach kreuzenden Bändern dieser vordersten Region nur 1 Paar für jedes Segment mit Sicherheit als im Dienste der Parapodien stehend erkannt werden konnte, weil nämlich diese Paare allein, wenigstens im Bereiche ihrer Insertion, unter der Längsmuskulatur verlaufen. Diese Bänder, ihrer Function nach (dorsale) Rückwärtszieher (Taf. 5 Fig. 1 *PdRZd*), sind nun. ähnlich wie ein Theil der gekreuzten Ringmuskeln dieser Region, nicht auf 1 Segment beschränkt, sondern erstrecken sich auf mehrere. So entspringen die Rückwärtszieher des 1. linken Parapods an der Basis des 3. rechten, die des 2. linken an der Basis des 4. rechten und umgekehrt. Der Ursprung der Rückwärtszieher der Parapodien des 3. Segments ist nur um 1 Segment verschoben, indem er ebenfalls im 4. erfolgt, von welchem ab, mit dem Auftreten der Dissepimente, die typische Anordnung sich geltend macht: die typische, wenn, wie oben p. 16 ausgesprochen wurde, die hiervon abweichende dysmetamere der 3 vordersten Segmente eine durch den Schwund der Septen bedingte Modification darstellt. Ich möchte indessen nicht unterlassen, auf eine sehr interessante Beziehung hinzuweisen, welche vielleicht dazu führen könnte, die »Ursprünglichkeit« oder das »Typische« der Septen in Frage zu stellen. Im physiologischen Theile dieser Schrift, wo von dem Locomotions-Modus unserer Thiere die Rede ist, wird gezeigt, dass die Podien der Anneliden nicht gleichzeitig in einem gegebenen Segmente vor- und zurückgesetzt werden, sondern abwechselnd (sie stehen opponirt, sie paddeln) und zwar so, dass wenn z. B. das rechte erste vor- und das linke zurückgesetzt ist, das rechte zweite zurück- und das linke zweite vorgesetzt ist u. s. w. Bei solchem Bewegungsmodus wird also gleichzeitig mit dem Zurücksetzen des ersten linken Podiums das



dritte rechte vorgezogen, und es ist klar, dass, wenn dies durch ein und denselben Muskel geschehen soll, die Anordnung so beschaffen sein muss, wie sie in einem Theil der septenlosen Region in der That beschaffen ist.

Den 3 dorsalen entsprechen im typischen Segment 3 ventrale Parapodemuskeln, von welchen der eine als Antagonist des mittleren dorsalen, die beiden anderen dagegen in gleichem Sinne wie der vordere und hintere dorsale wirken. Als Antagonist (des Parapodhebers) stellt sich der vorderste der 3 ventralen Muskeln dar, dessen Aufgabe darin besteht, das Parapod zu senken. Dieser Parapodsenker (Taf. 5 Fig. 5, 6 und Taf. 2 Fig. 6 *PdS* sowie Textfigur 14, 16) verläuft dem vorderen Septum entlang, also rechtwinklig zur Längsachse, bis zur Parapodbasis,

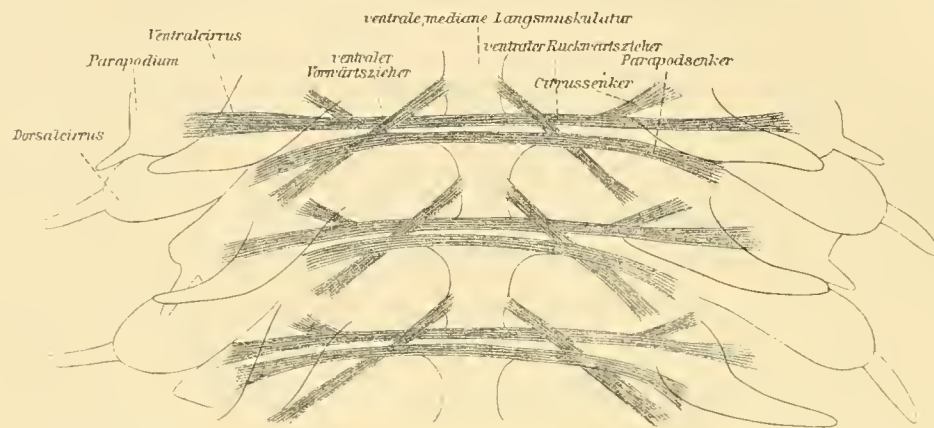


Fig. 16. Die ventralen Parapodemuskeln dreier Segmente nach Taf. 5 Fig. 5 und 6.

biegt da im Einklang mit der Parapod-Neigung etwas caudad um und inserirt sich unter fächerförmiger Ausbreitung seiner Fasern auf der Höhe des ersten Drittels der Parapodlänge ventro-rostral. Abgesehen von ihrer locomotorischen Bedeutung (Heben des Podiums beim Vorschlag, Senken beim Rückschlag) haben diese Muskeln (der Parapodsenker und Parapodheber) bei *Ich.* noch eine besondere Aufgabe zu erfüllen. In der Lebensweise des letzteren spielt nämlich das Festhaften auf der glatten Aalhaut eine grosse Rolle, und zu solchem Anheften dient eben, nebst dem Secret der Spinnndrüsen und dem Ventralscirrus-Senker, der Parapodsenker, wogegen beim Losreissen des Parapods für den Fall, dass das Thier seinen Ort zu verändern hat, die so kräftigen Parapodheber mitwirken, welche im Gegensatze zu dem einheitlichen Senker ein Muskelpaar repräsentiren. Einheitlich ist auch (ebenso wie sein dorsaler Genosse) der 3. ventrale Parapodemuskel, welcher fast rechtwinklig zur Körperachse, hart am hinteren Septum verläuft und sich jederseits ungefähr in der Mitte der Parapodlänge dorso-caudal ansetzt. Seine Aufgabe ist, das (vorwärtsgezogene) Parapod zurückzuziehen, daher der Name ventraler Rückwärtszieher (Taf. 5 Fig. 5 und 6 *PdRZv*). Als ein Paar dagegen erscheint (im Gegensatze zu seinem dorsalen Genossen) der 2. oder mittlere ventrale Muskel. Dieses Paar repräsentirt die auffallendsten, mächtigsten und zugleich interessantesten aller Parapodemuskeln, denn ihre Ansätze und Ursprünge liegen jederseits auf 2 consecutive Segmente vertheilt, so dass ventral auch im typischen (mit Septen versehenen) Segmente die strenge Metamerie gestört erscheint. Sehr complicirt gestaltet sich

der Ursprung dieser Muskeln. Es erfolgt dieser zunächst jederseits mit einem kräftigen Strange (Taf. 5 Fig. 6 *PdVZr*) rostral nahe der Parapodbasis\*). Von da zieht jeder Strang hart am vorderen Septum, also rechtwinklig zur Körperachse, mediad, bis er das Ganglion erreicht, und von da, genau der Rundung dieses auf seiner medialen Seite folgend, also es einrahmend, weiter caudad. Während dieses seines Verlaufes um das Ganglion wird der Strang durch zwei weitere, aus der benachbarten medianen Längsmuskulatur hervorbrechende Bündel, deren Fasern sich aber zum grössten Theil bis an den Bereich des vorderen Septums verfolgen lassen, verstärkt. Von diesen Verstärkungsbündeln entspringen die des linken Stranges rechts, die des rechten links, so dass also eine Kreuzung statthat, wobei die Fasern zum Theil über und unter, zum Theil aber auch zwischen den Fasern der medianen Längszüge der Stammesmuskulatur verlaufen. Überdies stehen die beiden Stränge noch durch ein oberflächliches, bogenförmig verlaufendes Bündel miteinander in directer Verbindung. Nachdem jeder Strang das Ganglion seiner Seite passirt hat, zieht er unter zunehmend caudo-lateralem Verlauf über den Rückwärtszieher weg zum hinteren Septum, durchbricht dieses da, wo es am Hautmuskelschlauch befestigt ist, also in seiner Circumferenz, und inserirt sich rostral an der Basis des von ihm zu bewegenden Parapodiums. Die Function dieser Muskeln ist ohne Weiteres klar: durch ihre Contraction müssen die Parapodien nach vorwärts gezogen werden; die mittleren ventralen Muskeln sind also ventrale Vorwärtszieher. Auch das Motiv, wodurch die Ursprünge dieser Vorwärtszieher eines gegebenen Segments in das vorhergehende verlagert wurden, ergibt sich zwanglos, und zwar aus dem Modus der Locomotion. Die Initialbewegung bei dieser bildet das Vorwärtsziehen der Parapodien, worauf unter deren Fixirung mittelst der Borsten der Körper mit Hülfe der Stammesmuskulatur nachgezogen wird. Von allen locomotorischen Parapodmuskeln, welche ihre Ursprünge und Ansätze in einem und demselben Segmente haben, oder, mit anderen Worten, nahezu parallel zur Längsachse des von ihnen zu bewegenden Organs verlaufen, wäre keiner zu einer irgendwie kräftigen Ausführung dieser Initialbewegung geeignet; dazu bedarf es mehr oder weniger rechtwinklig zur Längsachse des zu bewegenden Organes, also mehr parallel der Körperachse gerichteter Stränge. Dies konnte aber nur durch Verlagerung der Ansatzpunkte in die je vorhergehenden Segmente erreicht werden, so wie wir es eben bei den ventralen Vorwärtsziehern verwirklicht sehen, wo nun diese Muskeln das Parapod in seiner Ruhestellung (annähernd rechtwinklig zur Körperachse)\*\*) ungefähr in einem Winkel von  $45^{\circ}$  treffen und in Folge dessen eine überaus kräftige Hebelwirkung auszuüben vermögen. Ist aber erst einmal, kraft dieser Initialbewegung, das Parapodium in Gang gesetzt, so kommen auch diejenigen locomotorischen Muskeln, welche auf ein Segment beschränkt sind, eo ipso zu günstigeren Hebelwirkungen. Denn die durch

---

\*) Dieser Strang wurde nur in der stärker vergrösserten Taf. 5 Fig. 6 eingezeichnet, nicht aber in Taf. 5 Fig. 5 und auch nicht in Textfigur 16.

\*\*) In den conservirten Präparaten (daher auch in vielen unserer Abbildungen) stehen die Parapodien meist mehr oder weniger caudad gerichtet, was als postmortale Erscheinung zu betrachten ist.

die ventralen Vorwärtszieher stark rostrad gezogenen Parapodien werden nun von den dorsalen und ventralen Rückwärtsziehern nicht mehr annähernd parallel, sondern in ansehnlichem Winkel zu ihrer Längsachse getroffen, und Gleiches gilt für den dorsalen Vorwärtszieher, wenn das Parapod caudad gezogen liegt; er kann nun die Wirkung seiner ventralen Genossen verstärken. Wir hätten demnach die Verlagerung der Ursprünge der ventralen Vorwärtszieher in das je vorhergehende Segment nicht als einen ursprünglichen, sondern als einen allmählich erworbenen Zustand zu betrachten. Wenn man voraussetzt, dass dieser Muskel schon zur Zeit als auch er noch dem Septum entlang verlief, bereits mit Verstärkungsfasern aus der darüber gelegenen ventralmedianen Stammes-Längsmuskulatur versehen war, mit Fasern, welche allmählich immer weiter rostrad in das vorhergehende Segment rückten und zugleich den Muskel mitzogen, so sind damit die Hauptbedingungen des heutigen Zustandes erfüllt; es brauchten dann nur noch die Stränge jederseits zu weiterer Verstärkung ihrer Ansätze um die Ganglien herum bis zu den vorderen Septen auch laterad auszuwachsen. Was mir sehr für einen solchen Modus des Zustandekommens durch allmähliches »Vorwärtsgezogenwerden« zu sprechen scheint, sind zunächst die morphologischen Thatsachen, dass erstens die beiderseitigen Vorwärtszieher auch jetzt noch durch eine breite Faserbrücke verbunden sind, welche als die »vorwärtsgezogene« Schleife des ursprünglich einheitlichen Muskels betrachtet werden kann, dass zweitens, wie aus dem Folgenden sich ergeben wird, in Einem Körpersegment, nämlich im 2. auch heute noch der ventrale Vorwärtszieher ein einheitlicher, auf dieses Segment beschränkter Muskel ist, und sodann die physiologische Thatsache, dass jede noch so kleine Verlagerung jener Schleife nach vorwärts den Ansatzwinkel der Muskeln vergrössern, also ihre Hebelwirkung verstärken musste, dass also die Verlagerung in jedem ihrer Momente den Nutzeffect häufte, ohne dabei das Functioniren zu stören.

Die vorderste, der Septen entbehrende Körperregion, welche dorsal ein so schwer zu entwirrendes Bild darbot, verhält sich ventral in Folge des rudimentären Zustandes der Ringmuskulatur viel übersichtlicher. Überdies haben hier die überhaupt zur Ausbildung gelangten Parapodemuskeln alle durchweg unter der Stammes-Längsmuskulatur ihre Lage, so dass sie ohne Weiteres als solche gekennzeichnet sind. Im 4. und 3. Segment verlaufen die Parapod-Vorwärtszieher und -Rückwärtszieher (Taf. 5 Fig. 4 *PdVZv*) ganz so wie in den nachfolgenden. Im 2. dagegen ist der Vorwärtszieher (ebenso wie der Rückwärtszieher) auf Ein Segment (eben das 2.) beschränkt (Taf. 5 Fig. 4 *PdVZv* 2. *Pod*); seine Ansätze ragen nicht in das 1. hinein. Im 1., mit rudimentären Parapodien ausgerüsteten Segmente endlich fehlen die Vorwärtszieher sowie die typischen Rückwärtszieher durchaus; dagegen erhält jedes dieser Parapodien caudal ein kräftiges Faserbündel (Rückwärtszieher), dessen Verlängerung den ventralen Vorwärtszieher des 3. Segments bildet (Taf. 5 Fig. 4 1.—3. *Pod*.). Dieser Anordnung gemäss muss also für den Fall, dass die fraglichen Muskeln an ihrem Kreuzungspunkte oder da, wo sie die Subösophagealganglien durchbohren (Taf. 7 Fig. 3 *PdVZv* 3. *Pod*.), nicht irgendwie fixirt sind, wenn das linke 1. Parapodium zurückgezogen wird, das 3. rechte zugleich vorgezogen werden, und umgekehrt auf der anderen Seite. Es liegt demnach ventral



im 1.—3. Segment ein ähnliches Verhalten vor wie dorsal im 1.—3. und 2.—4. Segment. Das dort (p. 79) über die Beziehung dieses Verhaltens zur opponirten Podienstellung, resp. zur Paddelbewegung Gesagte gilt daher gleicherweise für hier. Neben diesen beträchtlichen, speciell das 1. und 2. Segment betreffenden Abweichungen vom typischen Verhalten ist noch hervorzuheben, dass die 4 vordersten Segmente der Parapodsenker entbehren. Ich erinnere daran, dass in eben dieser Region dorsal von Parapodmuskeln nur Rückwärtszieher nachgewiesen werden konnten, dass also auch die Parapodheber fehlen. Im Hinblick auf diesen ihren Mangel an Parapod-Hebern und -Senkern ist es nun von Interesse, dass dieselben Segmente auch der ventralen Cirren mit ihren Spinndrüsen entbehren oder sie doch nur in rudimentärem Zustande aufweisen; denn es liegt darin eine Bestätigung der oben p. 80 ausgesprochenen Ansicht, derzufolge bei *Ich* die Hauptaufgabe des Parapodsenkers in dem Andrücken des mit klebrigem Spinndrüsen-Secret befeuchteten Parapodiums an die Haut des Wirthes bestehe, und die des Parapodhebers umgekehrt darin, das so festgeklebte Parapod eventuell wieder loszureissen.

## b. Das Chätopodium.

Es wurde bereits in der Einleitung zur Beschreibung des Parapodiums erwähnt, dass das auf den ersten Blick einheitlich erscheinende Chätopodium von *Ich*. in Wirklichkeit

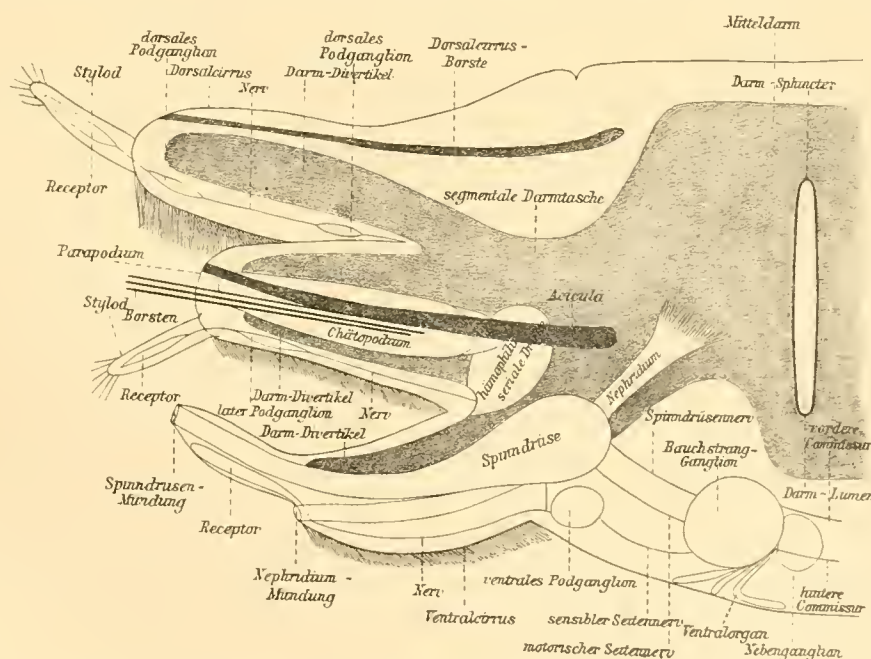


Fig. 8. Auf einen Querschnitt projectirtes Schema sämtlicher Organe eines typischen Segmentes in dorso-ventraler Aufeinanderfolge, mit Ausnahme der Stammes- und Podiummuskeln. Darm nebst Taschen und Divertikeln schattirt.

aus zwei, zwar innig aneinander gelagerten, aber durchaus selbständigen Borstendrüsen mit differenten Borsten besteht, wobei dahingestellt bleiben musste, ob dieses Verhalten auf einer ursprünglich biremalen Parapodanordnung beruhe. Die Form dieser Borstendrüsen (Taf. 5 Fig. 7—11 *Cpd*) ist die von Keulen, deren Basen mit dem die Borsten erzeugenden Drüsengewebe frei in die Parapodhöhle ragen, und deren nur wenig sich verjüngende distale, vorwiegend die Borstenschäfte umschliessende Theile sich unmittelbar in die aus- und einstülpbare Parapodspitze fortsetzen. Ihre Lage haben die Chätopodien in der Achse des Parapodiums, und umgeben werden sie von den Darmdivertikeln (Taf. 4 Fig. 2, Taf. 9 Fig. 5 *Cpd* und Textfigur 8). Was sie aber vornehmlich in ihrer Lage erhält, das ist die ihnen anliegende Acicula oder Stütznadel, welcher entlang ihre Verschiebung beim Vorstrecken und Rückziehen erfolgt (Taf. 5 Fig. 7—11 *Ac*). Aus solcher Verschiebbarkeit zwischen Chätopodium und Acicula ergibt sich schon, dass ihr Aneinanderlagern nicht etwa auf einer Verwachsung beruht, sondern dadurch gewährleistet wird, dass basal die Chätopodien (durch ihre Retractoren) mit der Acicula verbunden sind, und dass distal die Acicula in dem durch die parapodiale Einstülpung gebildeten Ringkanal einen Halt findet. Über die Structur der Chätopodien habe ich keine eingehenden Untersuchungen angestellt, weil *Ich.* sich, wegen der Kleinheit der Drüsenelemente, dazu durchaus nicht eignet. Dagegen habe ich mir um so mehr die Aufhellung der Chätopod- und Acicula-Muskulatur angelegen sein lassen.

Fassen wir zunächst die Muskeln der beiden Borstendrüsen ins Auge. Von der Basis jeder dieser Drüsen verläuft ein Strang der Acicula parallel bis nahe zu ihrem proximalen Ende, wo beide Stränge übereinander Ansatz finden. Diese Stränge sind die Retractoren der Chätopodien (Taf. 5 Fig. 8 und Textfiguren 17 und 18 *CpdR*). Von ihren Antagonisten, den Retractoren, ist der des ventralen Borstenbündels leicht nachweisbar: er ist ein sehr kräftiger Strang, der sich proximal bauchig an der Drüsenbasis und distal etwas verjüngt nahe an der Parapodspitze, und zwar ventro-rostral ansetzt (Taf. 5 Fig. 7 und 11 und Textfiguren 17 und 18 *CpdP*). Sein Genosse dagegen, der Vorzieher des dorsalen Borstenbündels, verläuft derart zwischen diesem Bündel und dem Darmdivertikel versteckt, dass alle meine Bemühungen, diesen Verlauf genauer festzustellen, erfolglos geblieben sind. An seinem Vorhandensein kann jedoch um so weniger ein Zweifel herrschen, als ganz abgesehen davon, dass der Antagonist, der Rückzieher, nachgewiesen ist, ich häufig am lebenden Thiere das voneinander unabhängige Vorstrecken und Rückziehen der beiderlei Bündel beobachten konnte. Dieses Vorstrecken und Rückziehen erfolgt auch dann noch, wenn das Parapodium vom (lebenden) Wurmkörper abgetrennt worden war, ein schlagender Beweis für die totale Unabhängigkeit von Parapod- und Chätopodmuskulatur, indem ja bei solchem Abpräpariren die sämmtlichen Parapodmuskeln durchschnitten werden. Ein Beweis ferner auch dafür, dass wenigstens dieser Theil der Chätopodbewegung durch ein besonderes peripheres Reflex-Centrum regulirt wird (vergleiche unten p. 99).

Auch die den Chätopodien als Halt und Führung bei ihren Excursionen dienenden Stütznadeln oder Aciculae, jene mächtigen, säbelförmig gekrümmten, distal sich mählich

verjüngenden Borstenkörper (Taf. 6 Fig. 1—7 *Ac*), haben, wie schon erwähnt wurde, ihre eigene Muskulatur. Proximal, an ihren bald quer abgestutzten, bald rundlich zulaufenden Basen, entspringen 2 Stränge, die so ziemlich in der geradlinigen Verlängerung der Nadel mediad zur seitlichen ventralen Längsmuskulatur verlaufen und unter dieser in der Nähe des

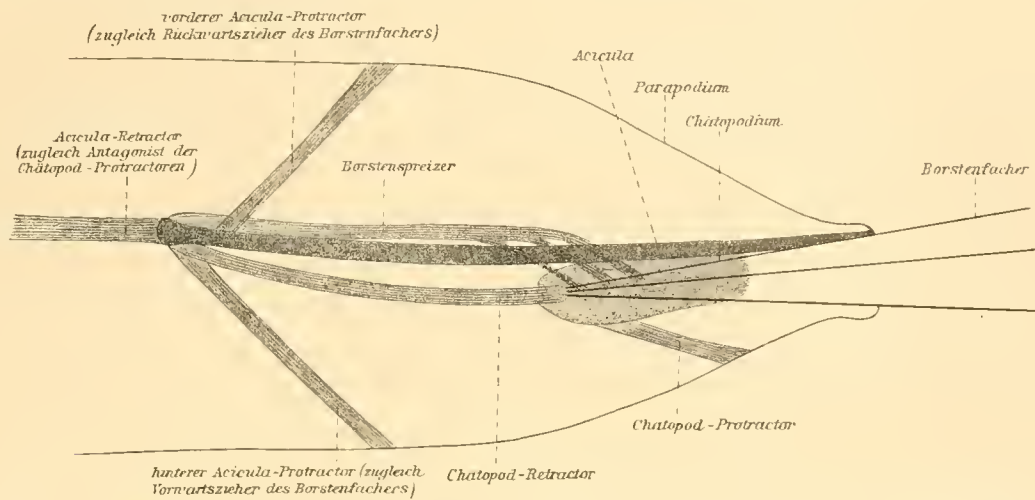


Fig. 17. Schema des protrahierten Chätopodiums. Die Retractoren der Acicula (nur einer gezeichnet) sind die Antagonisten der Chätopod-Protractoren, die Protractoren der Acicula (nur 1 vorderer und 1 hinterer gezeichnet) ziehen den Borstenfächer vor- und rückwärts.

Bauchstrang-Ganglions ihre Insertion finden. Bei ihrer Contraction müssen diese Stränge die Stütznadel zurückziehen, wir haben somit die Retractoren der Acicula vor uns (Taf. 5 Fig. 7 und 8 *AcR* und Textfiguren 17 und 18). Ebenfalls nahe der Basis dieser, und

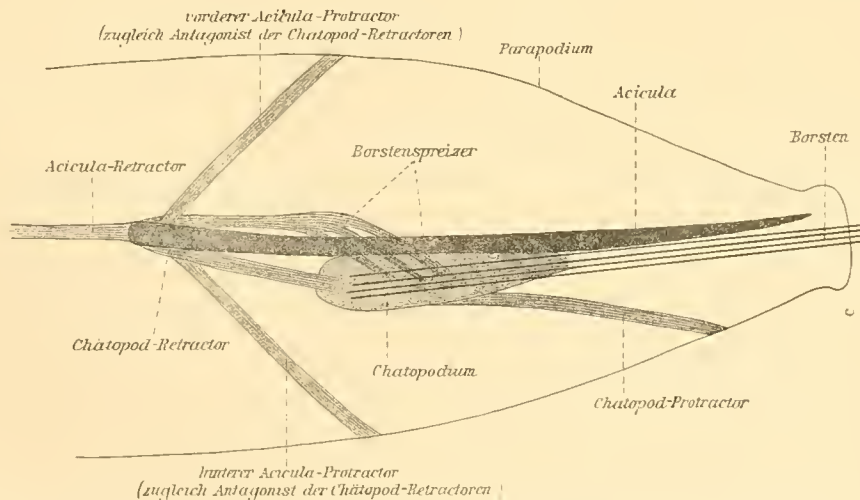


Fig. 18. Schema des retrahierten Chätopodiums. Die Protractoren der Acicula (nur 1 vorderer und 1 hinterer gezeichnet) sind die Antagonisten der Chätopod-Retractoren.

zwar dorsal, ventral und seitlich, inseriren sich ungefähr 6 Muskeln, welche in ebensolchen Richtungen aber zugleich etwas distal von den Parapodwandungen herkommen, wo sie ihren Ursprung finden. Durch die gleichzeitige Contraction dieser Stränge muss die Stütznadel vor-



gestreckt werden; sie stellen daher die Antagonisten der vorhergehenden Muskeln, die Protractoren der Acicula dar (Taf. 5 Fig. 7 und 8 *AcP* und Textfiguren 17 und 18). Retractoren und Protractoren der Acicula! und doch wird diese niemals, wie weit auch die Chätopodien ausgestreckt werden mögen, selbst mit ausgestreckt, indem ja ihre Spitze unter allen Umständen in dem durch die Parapod-Einstülpung gebildeten Ringkanal verharret. Der scheinbare Widerspruch erklärt sich dadurch, dass die Aufgabe der Aciculamuskeln (in ihrer Eigenschaft als Protractoren und Retractoren) nicht etwa darin besteht, die Nadel in ihren Excursionen zu fördern, sondern umgekehrt sie in diesen zu hemmen. Die Beobachtung zeigt, dass die Chätopodien nicht allmählich vorgestreckt, sondern mit einem heftigen Ruck vorgeschneilt werden. Wäre nun die Acicula, mit deren Basis die Chätopodien durch ihre Retractoren verbunden sind, in ihren Excursionen ungehemmt, so würde sie, dem heftigen Stosse der an ihr befestigten Chätopodien folgend, die Parapodspitze durchbohren und dadurch ihrer Aufgabe, eben diesen Chätopodien zum Halt und zur Führung zu dienen, verlustig gehen. Dass dies nicht geschieht, sondern, wie die Beobachtung am lebenden Thiere mir gezeigt hat, auch bei der energischsten Ausstreckung der Chätopodien die Nadel nur unbedeutend mit vorgezogen wird, dies kann nur durch das Eingreifen der Acicula-Retractoren, welche dem Vorstosse der Chätopod-Protractoren durch ihre gleichzeitige Contraction entgegenarbeiten, erklärt werden. Ebenso wie das Vorstrecken, geschieht aber auch das Einziehen der Chätopodien energisch, stossweise, so dass auch in diesem Falle die Acicula, ohne Hemmung, von den sich retrahirenden Chätopodien, über ihren normalen Excursionsbereich hinaus in die Leibeshöhle hineingestossen würde. Dadurch verlören aber nicht nur die Chätopodien Halt und Führung, sondern es liefen auch die in der Leibeshöhle befindlichen Organe, insbesondere die Darmtaschen, Gefahr verletzt zu werden. Dass diese Übelstände vermieden werden, dass die Stütznadel, wie die Beobachtung lehrt, auch bei kräftigster Chätopod-Retraktion in nur geringem Grade diese Bewegung mitmacht, das kann nur darauf beruhen, dass die 6 Acicula-Protractoren im Momente der Chätopod-Retraktion in Kraft treten und so die Rückwärtsbewegung der Nadel hemmen. Es würden nach alledem in ihrer Eigenschaft als Protractoren und Retractoren den Aciculamuskeln lediglich die Rolle von Hemmvorrichtungen im Dienste der Chätopodien zufallen, indem sich die Acicula-Protractoren als Antagonisten der Chätopod Retractoren, und die Acicula-Retractoren als solche der Chätopod-Protractoren geltend machen. In ihrer Eigenschaft als Pro- und Retractoren; aber darauf ist ihre Wirksamkeit, wenigstens die der Protractoren, nicht beschränkt. Durch Beobachtung lebensfrischer Thiere, welche unter mässigem Deckglasdruck längere Zeit normal ihre Parapod- und Chätopod-Bewegungen auszuführen pflegen, konnte ich nämlich feststellen, dass die ausgestreckten Chätopodien, resp. die Borsten ganz unabhängig von den Parapodien vorwärts und rückwärts gezogen werden können. Und als Vermittler dieser sehr kräftig erfolgenden Bewegungen, wobei die Acicula als Hebelarm wirkt, kann nur Eine Muskelgruppe in Betracht kommen, nämlich die Acicula-Protractoren. Sie liegen theils rostral, theils caudal zur Acicula, sind also ihrer Lage nach zu solcher Function sehr wohl

befähigt, und ganz ebenso sind das die dorsal und ventral entspringenden Acicula-Protractoren zum Heben und Senken der Borsten. Dass dem in der That so ist, konnte schliesslich auch durch die Beobachtung am lebenden Thiere festgestellt werden. Von dieser Doppel-function der einen Acicula-Muskelgruppe halte ich die zuletzt geschilderte, also die, vermöge welcher die Acicula bei vorgestreckten Borstenbündeln nach vorwärts oder rückwärts gezogen, sowie gehoben oder gesenkt wird, für die ursprüngliche; diejenige dagegen, durch welche beim Rückziehen der Borstenbündel der Rückstoss gehemmt wird, als die secundär hinzugekommene. Diese secundäre Function konnte aber um so leichter zur Ausbildung gelangen, als ja die Acicula-Protractoren schon durch ihr blosses Vorhandensein als Antagonisten der Chätopod-Retractoren zur Geltung kommen mussten.

Schliesslich habe ich noch Einer Chätopod-Muskelgruppe zu gedenken, welche ich, ihrer Function entsprechend, Borstenspreizer nennen will. Beim Ausstrecken der Chätopodien bleiben die Borsten nicht etwa zu einem Bündel vereinigt, sondern werden im Gegentheil fächerförmig gespreizt, wobei die beiden Fächer des ventralen und dorsalen Chätopods in einem mehr oder weniger grossen Winkel zu einander zu liegen kommen können (Taf. 4 Fig. 3 *Bn*). In den eingezogenen Chätopodien liegen die zu einem Bündel vereinigten Borsten genau reihenweise übereinander, und wahrscheinlich wird durch ein Fachwerk, ähnlich dem von mir bei Capitelliden nachgewiesenen (S7, p. 56S), jede einzelne Borste in ihrer Lage gehalten. Die Bedingungen zu einer fächerförmigen Anordnung wären also gegeben; es fragt sich nur durch welche Kraft die Fächer geöffnet werden. Nachdem mir öfters in Macerationspräparaten Chätopodien begegnet waren, deren Drüsenkörpern mehrere Muskelstränge anhängen (Taf. 5 Fig. 10 *BnS*), Bruchstücke, von welchen ich schon vermuthet hatte, dass sie zu den gesuchten Spreizern gehören könnten, gelang es mir schliesslich an günstigen Übersichts-Präparaten auch den ganzen Muskel nachzuweisen. Es ist ein kräftiger Strang, der am Hinterende der Acicula entspringt, dieser eine kurze Strecke weit parallel verläuft und sich dann in ungefähr 6 dünnere Äste theilt, welche in sehr regelmässiger Reihenfolge zu den Parapoddrüsen ziehen, um in diese einzudringen (Taf. 5 Fig. 9 *BnS* und Textfiguren 17 und 18 p. S5). Ich habe die Borsten nie anders als gespreizt vorgestreckt werden gesehen, und wenn auch das Synchronische des Vorganges noch nicht nothwendig ein automatisches Geschehen einschliesst, so ist es doch in unserem Falle sehr wahrscheinlich. Antagonisten der Spreizer sind nicht vorhanden; sie sind unnöthig, weil beim Rückziehen der Chätopodien die Borstenfächer per se geschlossen werden müssen. Wie die Borsten im Einzelnen durch die Fasern der Spreizer bewegt werden, vermochte ich nicht festzustellen, weil, wie schon oben erwähnt wurde, die Chätopodien von *Ich.* für das Studium der Structur sehr ungünstige Objecte darstellen.

In dem der Locomotion gewidmeten Abschnitte (s. unter »Biologisches und Physiologisches«) werden wir sehen, dass das Einziehen und Vorstrecken der Borsten gleichzeitig mit dem Vorschlage und Rückschlage der Parapodien erfolgt, und zwar wird der Borstenfächer in dem Momente eingezogen, wo der Vorschlag des zurückgesetzten Parapodiums

beginnt. Der Nutzen dieser Einrichtung ist klar; denn würde der Borstenfächer nicht eingezogen, so würde er erstens der Vorwärtsbewegung einen nicht unerheblichen Widerstand leisten und zweitens leicht in Unordnung gerathen.

### c. Die Borsten.

*Ichthyotomus* besitzt ausschliesslich zusammengesetzte Borsten, und zwar dreierlei. Erstens solche mit messerförmigem Anhang (*a*-Borsten), zweitens solche mit handförmigem



Fig. 19. Formen der Borsten nach Taf. 6. Von den Schäften sind nur die obersten Abschnitte abgebildet.

Anhänge in 2 Formen (*b*<sup>1</sup>- und *b*<sup>2</sup>-Borsten), und drittens solche mit sichelförmigem Anhang (*c*-Borsten); alle von glasartig durchscheinender Beschaffenheit. Die Schäfte der (incl. Anhang) die grösste Länge erreichenden *a*-Borsten (Taf. 6 Fig. 1—7 und Textfigur 19 a) enden an der Basis zugespitzt und leicht gekrümmt, am freien Theile dagegen beträchtlich erweitert. Diese erweiterten Theile, nennen wir sie die Köpfe der Schäfte, sind trichterförmig ausgehöhlt und von 2 Seiten her stark zusammengedrückt, so dass man 2 breite und 2 schmale Seiten unterscheiden kann. Da nun der Trichterrand an jeder Breitseite überdies eine sattelförmige Einbuchtung erleidet, so ragen die Schmalseiten je nach der Weite und Tiefe der Sättel in Form zweier mehr oder weniger scharf abgerundeter henkelartiger Fortsätze über das Niveau des Trichters oder besser der Urne hervor, wobei noch zu bemerken ist, dass der eine Henkel stets länger ist als der andere entsprechend dem heterogomphen Charakter der Borsten. In dem Grade, als nun die Borstenköpfe dem Beobachter mehr ihre breiten oder mehr ihre schmalen Seiten zukehren, wechselt auch ihr Ansehen; in der Regel aber kommt die frei präparirte Borste auf die Breitseite zu liegen.

Im Urnengrunde der so gestalteten Schaftköpfe sind vermittelt ihrer scharf im Winkel abgesetzten Stiele die messerförmigen Anhänge eingesetzt. Auch diese ein Viertel bis ein Drittel der Schaftlänge erreichenden, ganzrandigen und zugespitzt endigenden Anhänge bieten, je nachdem mehr die Fläche, der Rücken oder die Schneide des Messers zu Gesicht kommt, ein entsprechend verschiedenes Ansehen dar.

Alles, was im Vorhergehenden über die Schaft-Köpfe der *a*-Borsten gesagt wurde, gilt nun auch (abgesehen von Einer gleich zu erwähnenden Abweichung) für diejenigen der *b*-Borsten (Taf. 6 Fig. 1—7 und Textfigur 19 b1 und b2). Gross dagegen ist der Contrast hinsichtlich der Anhänge. An Stelle der langen schmalen Messer treten nämlich hier breite,



kurze handförmige Gebilde, deren freie Theile in 5—10 mehr oder weniger lange fingerförmige Fortsätze auslaufen, und deren verschmälerte Arme oder Basen im Urnengrunde der Schaftköpfe befestigt sind. Wie schon oben erwähnt wurde, lassen sich bei diesen b-Borsten 2 Formen unterscheiden: die einen, die b1-Borsten, welche in der Regel mit den a-Borsten vergesellschaftet auftreten, zeichnen sich dadurch aus, dass ihre Schäfte länger sind, und dass der eine Henkel des Schaftkopfes anstatt abgerundet in 2 Spitzen ausläuft. Aber auch die Anhänge bieten Unterschiede dar. Während nämlich ihre eine Seite, sagen wir die linke, bei den b2-Borsten erheblich länger ist als die rechte, so dass die Finger nicht neben, sondern schief übereinander zu stehen kommen, sind ihre beiden Seiten bei den b1-Borsten annähernd gleich lang. Ausserdem geht die eine Seite (sie entspricht der verkürzten der b2-Borsten) nicht allmählich, sondern in scharfem Winkel in den Arm über, und an eben diesem Winkel entspringt ein daumenartiger Fortsatz. Schliesslich ist noch hervorzuheben, dass die so gestalteten Anhänge der b1-Borsten erheblich grösser sind als diejenigen der b2-Borsten, wie sich aus den bei gleicher Vergrösserung gezeichneten Figuren ohne Weiteres erkennen lässt. Ebenso geht aus unseren Figuren hervor, um wie viel die c-Borsten sowohl hinsichtlich der Schäfte als auch der Anhänge hinter den vorigen an Grösse zurückstehen. Bemerkenswerther jedoch sind die Formunterschiede (Taf. 6 Fig. 1—7 und Textfigur 19, c). Die Schäfte zunächst lassen zwar auch bei diesen c-Borsten am freien Ende eine Erweiterung erkennen, so dass man hier ebenfalls von einem Kopfe des Schaftes sprechen kann, aber diese Köpfe weisen an Stelle der urnenförmigen Vertiefungen und der Sättel nur ganz schwache Einbuchtungen auf, ja häufig erscheinen sie scharf abgeschnitten. Selbst im letzteren Falle ragt aber auch hier in der Regel die eine Seite des Schaftkopfes über die andere hinaus, so dass wie bei den übrigen Borsten, wenn auch in viel schwächerem Grade, der heterogompe Charakter zum Ausdruck gelangt. Nicht minder auffallende Abweichungen bieten die Anhänge dar. Sie sind viel kleiner, mehr sichel- als handförmig, und ihre entsprechend an Grösse reducirten, übereinander gestellten Fortsätze erinnern mehr an die Zähne eines Kammes als an die Finger einer Hand. Der hervorragendste Unterschied liegt aber darin, dass diese Anhänge nicht wie die der a- und b-Borsten den Schaftköpfen unmittelbar eingepflanzt sind, sondern vermittelt eines Gelenkstückes, welches sowohl hinsichtlich seiner Form, als auch hinsichtlich der Art, wie es einerseits mit den Schaftkopf und andererseits mit dem Anhang in Verbindung tritt, ein grosse Veränderlichkeit aufweist.

Die vorhergehende Beschreibung der b1-, b2- und c-Borsten gilt nur insofern, als man von diesen unterschiedenen Formen allein die extrem ausgebildeten, also die der Darstellung als Typus untergelegten ins Auge fasst. Anders, wenn man eine grosse Anzahl derselben, sei es von verschiedenen Regionen Eines Thieres, sei es von verschiedenen Thieren, ohne Auswahl zur Abbildung bringt. Dann ergeben sich nämlich so mannigfache Übergänge, dass die 3 Borstentypen unschwer aufeinander zurückgeführt oder aus 1 Typus hergeleitet werden können. Als solche Übergänge zwischen den Anhängen der b1- und b2-Borsten verweise ich auf die in Taf. 6 Fig. 6A irrthümlich mit b1- b2- c, statt mit b1- b2 bezeichnete Borste, wo

der betreffende Anhang des für b1 charakteristischen Winkels und Daumens entbehrt, sich also in dieser Hinsicht b2-ähnlich verhält, aber durch den bezahnten Schaftkopf sowie durch die Grösse des Anhanges doch auch den b1- Charakter zum Ausdruck bringt. Ferner, auf die in Taf. 6 Fig. 2B irrtümlich mit b1-b2, statt mit b1-b2-c bezeichnete Borste, welche nicht nur Beziehungen zwischen b1 und b2, sondern auch solche zwischen b und c erkennen lässt, weil der eine Henkel des Schaftkopfes wie im Begriffe, sich zu einem Gelenkstücke abzugliedern, erscheint. Aber viel schlagendere Beispiele solcher Übergänge liefern uns die b2-Borsten, indem sich bei diesen zugleich mit der Abgliederung eines Gelenkstückes der Charakter des handförmigen Anhanges derart ändert, dass er den Anhängen der c-Borsten überaus ähnlich erscheint (Taf. 6 Fig. 1—7 b2-c). Hier ist der Ort, darauf hinzuweisen, dass auch bei den extremst geformten Anhängen der c-Borsten die Sichelform lediglich durch die gesteigerte Verkürzung der einen Seite des Anhanges, also durch die Steigerung eines bereits im Anhang der b2-Borste verwirklichten Charakters verursacht wird. So vollkommen sind aber zuweilen die Übergangsformen zwischen den b2- und c-Borsten, dass es ganz unmöglich ist, solche der einen oder der anderen Form zuzutheilen.

Demnach müssten wir, bei Berücksichtigung der Übergangsformen, unsere 4 Borstenformen eigentlich auf 2 reduciren; es blieben nämlich nur zu unterscheiden: 1. zusammengesetzte Borsten mit messerförmigem Anhang, und 2. ebensolche Borsten mit verschieden grossem bald mehr handförmigem, bald mehr sichelförmigem Anhang, welcher dem Schaft direct oder mittelst eines Gelenkstückes aufsitzen kann. Da nun aber weitaus die meisten Borsten sich einer der 4 aufgestellten Formen unschwer einordnen lassen, die Übergangsformen hingegen die Minorität bilden, so glaube ich, dass es schon auf Grund der systematischen Verwerthung gerechtfertigt scheint, an den unterschiedenen 4 Borstenformen festzuhalten.

Was nun die Anordnung dieser Borsten innerhalb der Borstendrüse betrifft, so wurde schon im Vorhergehenden gezeigt, dass sie in 2 voneinander gesonderten Bündeln eingepflanzt stehen, und zwar die längeren a- und b-Borsten in dem dorsalen, die kürzeren c-Borsten in dem ventralen (Taf. 5 Fig. 8 *Cpd*). Während die ersteren Borsten, entsprechend ihrer geringen Zahl, in Einer Reihe liegen, bilden die letzteren deren mehrere. So in der Körpermitte, wo sie am zahlreichsten sind, meist 3, und diese Reihen stehen sehr regelmässig übereinander geordnet. Wie wir im vorigen Kapitel gesehen haben, kann jedes Bündel unabhängig vom anderen ausgestreckt und zurückgezogen, und beide Bündel können im ausgestreckten Zustande sammt der gemeinsamen Acicula hin und her bewegt werden. In Folge dieser eigenthümlichen Anordnung trifft man häufig Thiere, wo die a- und die b-Borsten weit über die c-Borsten herausragen, indem eben allein die ersteren vorgestreckt worden waren. Die Exemplare, wo mir diese Erscheinung zuerst begegnete, waren zufällig alle ♂, so dass ich einen Sexualcharakter vor mir zu haben glaubte, was sich aber als unzutreffend erwiesen hat, indem die vergleichende Untersuchung der Borsten von ♂, ♀ und Juvenes, wie aus unseren Abbildungen auf Taf. 6 hervorgeht, weder für die beiden Geschlechter, noch für die Juvenes irgend welche constante Abweichungen ergab.

Zahl- und Grössenverhältnisse der dreierlei Borsten (nebst Acicula und Borste des Dorsalcirrus) in verschiedenen Körperregionen eines 6 mm langen Thieres mit 40 Segmenten, wovon die letzten 4 in Bildung begriffen waren.

Segment	Borstenzahl			Borstenlänge in mm		Acicula Länge in mm	Borste des Dorsalcirrus Länge in mm	Bemerkungen
	a	b	c	a und b	c			
1			8		0,05—0,06	0,08	0,06	
5	2	5	18	0,12—0,13	0,08—0,10	0,2	0,2	im 4. Segment bereits 1 a- und 3 b-ähnliche Borsten
19	2—4	8—10	30—40	0,16—0,2	0,1—0,15	0,3	0,4	
30	1	4	10—12	0,12—0,13	0,08—0,12	0,18	0,2	
36	1	1	3	0,08	0,04—0,06	0,09	0,14	

Durch vorstehende Liste, der ein 6 mm langes, also mittelgrosses Thier zu Grunde gelegen hat, wird das Auftreten, die Zahl sowie die Grösse der Borsten in der Segmentreihe illustriert. Es ergibt sich, dass sowohl die Zahl als auch die Grösse der Borsten von den beiden Körperenden gegen die Mitte hin ziemlich gleichmässig zunehmen, wobei noch zu bemerken ist, dass die a- und b-Borsten erst im 4. Segment aufzutreten beginnen, dass also die Parapodien der ersten 3 Segmente ausschliesslich c-Borsten führen.

Eine ähnliche Grössenabnahme von der Körpermitte nach den Körperenden hin wie bei den Borsten ergibt unsere Liste auch für die (stets in der Einzahl auftretenden) Aciculae und Dorsalcirrus-Borsten. Die kräftigen, säbelförmig gebogenen Aciculae (Taf. 6 Fig. 1—8 Ac) beginnen mit breiter Basis oder abgerundet und enden ziemlich zugespitzt. Der Querschnitt dieser Stützborsten ist insbesondere in der der Basis zunächst liegenden Hälfte sehr unregelmässig, was hauptsächlich auf einer in dieser Region vorhandenen, wahrscheinlich als Muskelansatz dienenden Einbuchtung beruht. Die Cirrusborsten dagegen stellen ganz dünne, durchscheinende, fadenartige Gebilde dar, welche gegen ihr distales Ende hin eine Zuspitzung erfahren, im übrigen aber einen annähernd gleichen rundlichen Querschnitt bewahren (Taf. 4 Fig. 22 und Taf. 5 Fig. 17 DCB).

In der präpygidialen Wachstumszone entwickeln sich die verschiedenen Borsten nicht gleichzeitig. So waren bei dem unserer obigen Liste zu Grunde gelegten Thiere mit 4 in Bildung begriffenen Segmenten im 37. Segmente die Cirrusborste und die Acicula ganz, Eine b-Borste in halber Länge, von Einer a-Borste der Kopf des Schaftes nebst Anhang, und von drei c-Borsten die Köpfe nebst Anhängen gebildet. Im 38. Segmente war nur die Cirrusborste ganz, die Acicula dagegen erst zur Hälfte und von Einer b-Borste der Kopf mit Anhang gebildet. Im 39. erschien entsprechend der geringen Länge des Cirrus auch die Cirrusborste reducirt, von der Acicula war nur die Spitze und von den übrigen Borsten noch nichts zu sehen. Im 40. endlich, wo sich der Cirrus erst als Stummel darstellte, war nur die Spitze der Cirrusborste angelegt. Es werden demgemäss im nachwachsenden Schwanzende zuerst die Cirrusborste, dann die Acicula, dann die b- und schliesslich die a- und c-Borsten gebildet.



### d. Die Cirren.

Diese dorsal und ventral im Bereiche der Parapodbasen entspringenden Anhänge erreichen so bedeutende Dimensionen und bieten zugleich so auffallende Formen dar, dass sie den Gesamthabitus der Thiere in hohem Grade mitbestimmen (Taf. 1 Fig. 2—11 *DC* und *VC*). Das bedeutende Volum ist hier, ebenso wie beim Parapodium, zum grössten Theil durch die mächtigen Darmdivertikel bedingt, welche den Haupttheil der Cirrushöhlen aus-

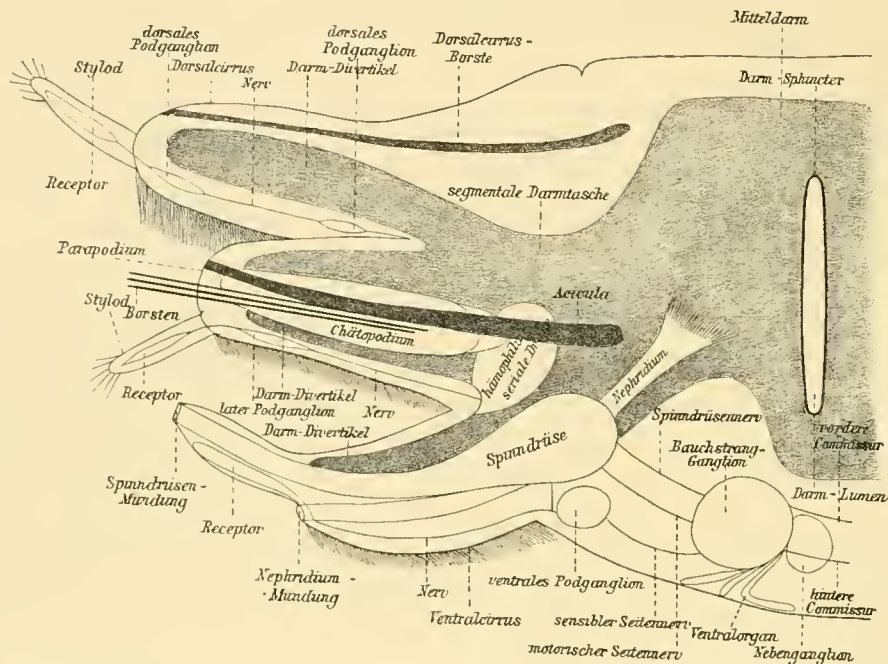


Fig. 8. Auf einen Querschnitt projectirtes Schema sämtlicher Organe eines typischen Segmentes in dorso-ventraler Aufeinanderfolge, mit Ausnahme der Stammes- und Podiummuskeln. Darm nebst Taschen und Divertikeln schattirt.

füllen (Taf. 4 Fig. 2 *DC* und *VC* und Textfigur 8). Betrachten wir zunächst die ansehnlicheren Dorsalcirren.

Bei voller Ausbildung haben sie die Form langgezogener Schläuche von rundlichem Querschnitte, welche sich da, wo sie am Rumpfe entspringen, sowie auch distal etwas verjüngen. Distal tragen sie überdies kurze, scharf abgesetzte, fingerförmige oder fühlartige Anhänge, Stylode, ähnlich denjenigen der Parapodien und ebenso wie diese mit starren Sinneshaaren besetzt (Textfigur 8). Ihre Lage haben sie, wie die Ventralcirren, etwas hinter dem Parapodium, so dass bei autotomisch voneinander getrennten Segmenten der Beobachter, je nachdem das Parapod oder die Cirren ihm zunächst liegen, ohne Weiteres darüber orientirt ist, ob ihm ein vorderes oder hinteres Septum zugekehrt ist (Taf. 5 Fig. 12 *DC*). Zur Körperachse stehen sie ungefähr in einem Winkel von  $45^\circ$ , nach hinten gerichtet, und zwar so regelmässig, dass

sie beiderseits ein förmliches Dach bilden, ähnlich den Elytren gewisser Aphroditeen (Taf. 1 Fig. 6 B *DC*). Ihre Grösse wächst entsprechend der der Parapodien. Im 1. Segment verhält sich, im Einklange mit dem rudimentären Verhalten seines Parapodiums, der Dorsalcirrus rudimentär; auch im 2. und 3. Segment ist er noch sehr klein; dann aber wächst er so rasch, dass er schon im 12. Segment sein Maximum erreicht, dieses bis etwas über die Körpermitte hinaus beibehält und sodann sehr allmählich gegen das Körperende hin wieder bis zum Schwunde (in der präpygidialen Wachstumszone) abnimmt (Taf. 1 Fig. 6 A bis 6 C *DC*). Die Dorsalcirren sind ebenso breit und etwa um  $\frac{1}{3}$  länger als die Parapodien, so dass diese von jenen in der Pronation des Thieres vollständig verdeckt erscheinen. Das Grössenverhältniss zwischen Cirrus und Körpersegment hängt davon ab, in welchem Grade letzteres mit Geschlechtsproducten angefüllt ist: bei hochreifen Weibchen kann die Anschwellung der Segmente so weit gehen,

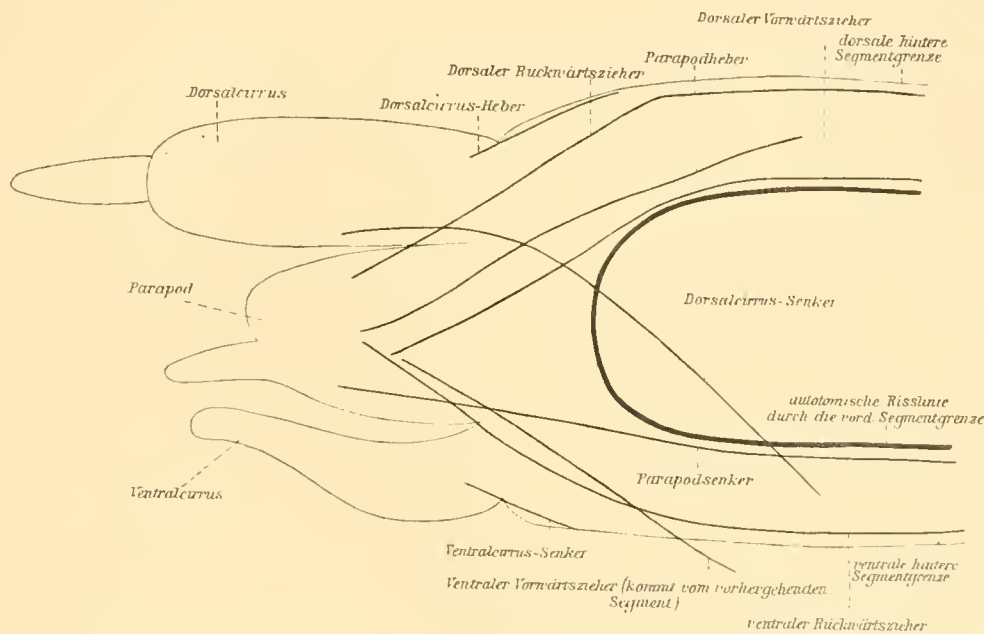


Fig. 14. Schema der Parapod-Muskeln der rechten Hälfte eines autotomisch isolirten Segmentes in Flächenprojection. Verlauf der Muskeln durch Linien angedeutet. Vorderfläche dem Beschauer zugekehrt.

dass die Dorsalcirren als verhältnissmässig kurze Anhängsel erscheinen; bei unreifen ♀ dagegen, sowie bei den auch zur Zeit der Reife nie so stark anschwellenden ♂, treten umgekehrt den Dorsalcirren gegenüber die Segmente zurück (Taf. 1 Fig. 6 B und Fig. 7 *DC*). Der Habitus-Contrast zwischen solchen plumpen und schlanken Thieren ist so gross, dass ich beim Beginn meiner Studien darin den Ausdruck von Artdifferenzen vermuthete. — Weitaus der grösste Theil der Dorsalcirrus-Höhle wird vom Darmdivertikel ausgefüllt (Taf. 1 Fig. 7, Taf. 4 Fig. 2, Taf. 9 Fig. 9, Taf. 10 Fig. 3—8 *DD* in *DC*), über dessen Structur und Lagerung das Nöthige schon in einem anderen Abschnitte (vergl. p. 50) mitgetheilt worden ist. In dem spaltförmigen Raume zwischen der Innenwand des Cirrus und der Aussenwand des Divertikels verläuft dorsal die Cirrusborste, welche dem so voluminösen Organe als Stütze dient (Taf. 4 Fig. 22 *DCB* und Textfigur 8). Diese in Bezug auf ihre Form- und Grössenverhältnisse schon

bei der Beschreibung der Parapodborsten berücksichtigte Borste lässt basal, im Bereiche ihrer Drüse mehrere äusserst feine Muskelfäden erkennen (Taf. 5 Fig. 17), deren Ansatzpunkte an die Körperwand ich aber nicht nachzuweisen vermochte. Da diese Fäden nichts mit der Bewegung des Cirrus zu thun haben, wofür, wie wir gleich sehen werden, besondere Muskeln existiren, so dienen sie wohl nur dazu, die Borste in ihrer Lage zu erhalten und sie bei Verschiebungen wieder in ihre Lage zurückzubringen. Ebenfalls dorsal, aber nur ein kurzes Stück seiner Basis entlang verläuft und inserirt sich am Cirrus ein kräftiger, ganz in der Nähe unter den seitlichen Strängen der dorsalen Längsmuskulatur, hart am hinteren Septum entspringender Muskel, durch dessen Contraction der Cirrus gehoben wird, also der Dorsalcirrus-Heber (Taf. 5 Fig. 2 und 3 *DCH* und Textfigur 14). Ventral verläuft zwischen Cirruswand und Darmdivertikel, und zwar im Gegensatze zum vorigen Muskel der ganzen Länge nach, ein dünner Muskelstrang, der nach seinem Austritte aus dem Cirrus ventro-mediad die Vorhöhle des Parapods durchzieht und zwischen Bauchstrangganglion und lateraler Längsmuskulatur eindringt, wo er entspringt. Dieser Muskel ist der Antagonist des vorigen, der Dorsalcirrus-Senker (Taf. 2 Fig. 6 *DCS* und Textfigur 14). Ebenfalls ventral, jedoch etwas caudal von diesem Muskel, verläuft endlich der Nerv des Dorsalcirrus (Taf. 5 Fig. 12 *DCN* und Textfigur 8), auf welchen wir unten im Zusammenhange mit dem Nerven des Ventralcirrus und den Parapodganglien eingehender zurückzukommen haben werden. Wie an den Parapodien, so ist auch an den Dorsalcirren, mit Ausnahme des 1. rudimentären, ein caudo-ventral gelegener Streif von der Basis bis zur Einpflanzungsstelle des Stylods mit Wimpern besetzt (Textfigur 8), und zwar mit solchen, die sich gegenüber denjenigen des Parapodiums und des Ventralcirrus durch ihre bedeutende Grösse auszeichnen. Dementsprechend ist auch die durch ihre Bewegung erzeugte Strömung eine viel energischere. An der Parapodbasis, da wo der Dorsalcirrus aufsitzt, läuft sein Wimperfeld in eine lebhaft strudelnde Wimperrosette aus. Die Structur des Dorsalcirrus stimmt, abgesehen vom Wimperfelde, ganz mit der der übrigen Epidermis, mit der sie ja auch in continuirlichem Zusammenhange steht, überein; hervorzuheben wäre nur das häufige Vorkommen knäueiförmig aufgewundener Fäden in den epidermoidalen Cirruszellen. Einen grossen Contrast damit bietet aber das Wimperfeld; denn im Gegensatze zu dem pflasterartigen übrigen Epithel besteht es aus sehr regelmässig nebeneinander geordneten hohen Cylinderzellen, welche distal breit an die Cuticula stossen, die sie mit ihren Cilien durchbohren, und proximal in mehrere Fortsätze auslaufen, die unmittelbar dem benachbarten Darmdivertikel aufliegen (Taf. 5 Fig. 15 und Taf. 9 Fig. 4 *DC*). Es sei hier nachholend und vorgreifend erwähnt, dass auch die Wimperfelder der Parapodien sowie der Bauchcirren durch ähnliche Cylinderzellen ausgezeichnet sind, welche nur im Verhältniss zu ihren viel schwächeren Cilien auch erheblich kleinere Dimensionen aufweisen.

Sehr abweichend von der der Dorsalcirren ist die Form der Ventralcirren (Taf. 1 Fig. 8 und 9, Taf. 5 Fig. 7 und 13 *VC* und Textfigur 8). Sie stellen nämlich nicht überall gleichweite Schläuche, sondern Säcke dar, welche an ihrer Basis die volle Breite des Parapodiums haben, von da ab distad sich etwas verjüngen und sodann ungefähr in der Mitte ihrer Länge



unter scharfem ventro-distad gerichtetem Knicke in eine fñhlerartige Spitze auslaufen. Diese Spitze ist im Gegensatze zu dem Stylode des Dorsalcirrus und Parapodiums nicht abgegliedert und auch nicht mit Sinneshaaren besetzt. Es erinnert nach alledem diese Form an die der sogenannten Zipfelhauben, euphemistisch auch phrygische Mützen genannt. Ihre Lage im Segmente haben die Ventralcirren direct unter den Parapodien, so dass die Basis dieser in der Supination von jenen verdeckt wird. Die ersten 3 Segmente entbehren der Ventralcirren durchaus; im 4. treten sie, zwar klein, aber vollkommen ausgebildet auf (Taf. I Fig. 9 *UC*), um von da bis zum Kñrperende sich segmentweise zu wiederholen. Hinsichtlich der Zu- und Abnahme ihrer Grösse in der Segmentreihe verhalten sie sich ebenso wie die Parapodien und Dorsalcirren, das heisst sie erreichen etwa im 12. Segment ihr Maximum, behalten es bis zum letzten Kñrperdrittel bei und nehmen von da wieder bis zum Schwunde (in der präpygidialen Wachstumszone) ab. In ihrer maximalen Ausbildung kommt ihre Lñnge ungefñhr der des Parapodiums gleich. Die insbesondere an ihrer Basis so gerñumige Hñhle des Ventralcirrus dient einer ganzen Reihe von Organen, sei es ganz, sei es zum Theil. zur Unterkunft (Textfigur S p. 92). Am oberflñchlichsten, also am meisten ventral. liegt das (ventrale) Parapodganglion, von dem ein krñftiger Nerv, ebenfalls ganz ventral, dem Cirrus entlang zu den in dessen Spitze gelegenen Nerven-Endorganen verlñuft. Darñber liegt die einen guten Theil der Cirrushñhle einnehmende, aber auch zugleich in die Parapod-Vorhñhle hineinragende, mñchtige Spinndrñse, deren Kanal ùber und etwas rostral vom Nerven ebenfalls bis zur Cirrusspitze zieht, wo er mñndet. ùber der Spinndrñse und zugleich etwas caudal von ihr liegt die ebenfalls in die Parapod-Vorhñhle ragende seriale hñmophile Drñse. Weiter verlñuft ùber und etwas caudal von der Spinndrñse, resp. von ihrem Ausfñhrungsgange, der Nephridiumkanal, welcher da mñndet, wo der Ventralcirrus in seine fñhlerartige Spitze ùbergeht. Und schliesslich liegt am meisten dorsal und zugleich caudal der umfangreiche Darmzipfel, der ebenfalls nur bis zum Anfange der fñhlerartigen Spitze reicht (Taf. 4 Fig. 2, Taf. 9 Fig. 6, Taf. 10 Fig. 3 *DD* in *UC*). Wie am Dorsalcirrus und am Parapod, so ist auch am Ventralcirrus ein caudo-ventral gerichteter Streif mit Cilien ausgerñstet (Textfigur S p. 92). Distal reicht dieses Wimperfeld bis zum Knicke, wo die Cirrusspitze beginnt. proximal setzt es sich verschmñlert in die Zwischenrñume der Segmente fort. Hinsichtlich seiner Structur verhñlt sich der Ventralcirrus ùhnlich wie der Dorsalcirrus. Von Muskeln aber besitzt er nur Senker (Taf. 5 Fig. 5 und 6 *UCS* und Textfigur 14 p. 93, so dass er in Bezug auf seine Hebung in Abhñngigkeit vom Parapodium oder von der Stammesmuskulatur stehen muss.

### e. Das podiale Nervensystem.

Wie von der podialen Muskulatur, so sind auch von dem podialen Nervensysteme bisher nur Theile, nñmlich einzelne Ganglien und Nerven bekannt gewesen; an einer irgendwie

vollständigen Beschreibung dieser Theile sowie ihres Zusammenhanges, sei es untereinander, sei es mit dem centralen Systeme, fehlte es aber. Am längsten bekannt sind die sogenannten »Verstärkungsganglien«, oder, wie sie KLEINENBERG zuerst genannt hat, die »Parapodganglien«, welche nach der oben p. 74 begründeten Nomenclatur fernerhin »Podganglien« genannt werden müssen, weil, wie wir weiterhin sehen werden, die mit diesen Ganglien in Zusammenhang stehenden Nerven nicht in den Parapodien s. str., sondern in den Cirren ihren Ursprung haben und es ferner überhaupt fraglich ist, ob speciell der Nerv des Parapodiums s. str. mit den Ganglien, welche man bisher Parapodganglien genannt hat, in Verbindung tritt. Auch kann nicht mehr im Sinne von KLEINENBERG von Parapod- oder von Podganglien schlechtweg die Rede sein; denn sie müssen als ventrale Podganglien näher bestimmt werden, weil ja, wie schon

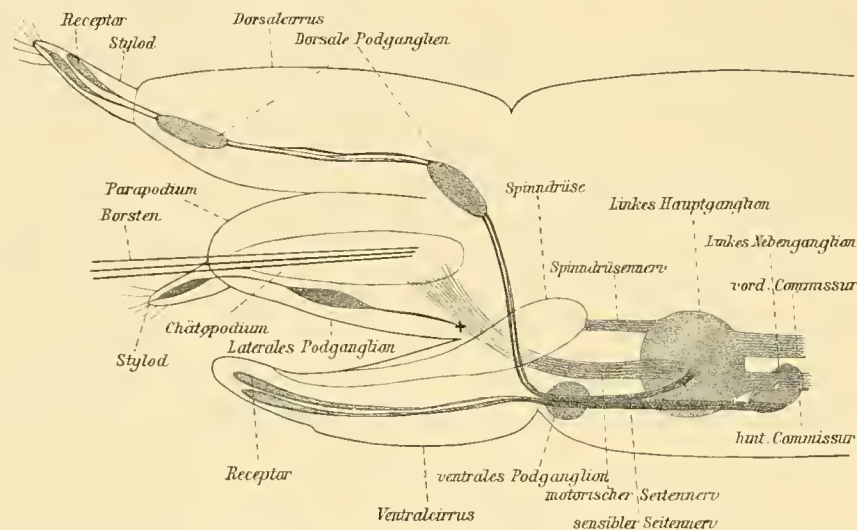


Fig. 20. Schema des podialen Nervensystems auf einen Querschnitt projicirt. Zusammenhang des Parapodstylod-Nerven bei † mit dem übrigen sensorischen Systeme nicht nachzuweisen.

im Vorhergehenden erwähnt wurde und ausführlicher im Abschnitt Nervensystem gezeigt werden wird, auch dorsale und laterale Podganglien vorhanden sind. Weiter wurden in der Literatur mehrfach erwähnt die Cirrusnerven mit ihren Endorganen, sowie der Seitennerv, welcher zum ventralen Podganglion führt, also der 3. oder sensible Seitennerv. Mit dem sensorischen Theile des Systems will ich auch meine Darstellung beginnen, und zwar, entsprechend der centripetal gerichteten Leitung dieses Theiles, von den Endorganen aus.

Die mächtigen kolbenförmigen Endorgane (Receptoren) des Ventralscirrus (Taf. 5 Fig. 12, Taf. 7 Fig. 8 VC u. Textfigur 20; vergl. auch Abschnitt Sinnesorgane) gehen zunächst ganz allmählich in eben so viele kräftige Nervenfasern über, welche ventral von und parallel mit dem Spinndrüsen-Kanal die Cirrus-Höhle durchziehen und sich am Ende dieser Höhle mit den Nervenfasern des Dorsalcirrus vereinigen. Von diesem Vereinigungspunkte aus setzt der so verstärkte Nervenstrang seinen Weg durch die Parapod-Vorhöhle und sodann, der Bauchwandung angeschmiegt, zum ventralen Podganglion fort, welches ihm dorsal wie eine Kappe aufsitzt. Die Faser-Abgabe unseres Nerven an dieses Ganglion kann nur eine sehr mini-

male sein; denn ungeschwächt für den Augenschein zieht er mediad weiter bis zu den Haupt- und Nebenganglien der Bauch-Kette, in welche, wie im Abschnitt Nervensystem unten pag. 114 gezeigt werden wird, seine Fasern, etwa zu gleichen Theilen, eindringen.

Auch die entfernt nicht so voluminösen, aber mit Sinneshaaren besetzten Receptoren des Dorsalcirrus gehen unmittelbar in Nerven über, welche zunächst seinen tasterförmigen Anhang, das Stylod, durchziehen (Taf. 5 Fig. 12 *DC* und Textfigur 20) und an dessen Basis von einem ovalen, aus nur wenigen Zellen bestehenden Ganglion aufgenommen werden. Von diesem distalen Ganglion aus verlaufen die Nerven als 2—3 auffallend kräftige Fasern ventro-caudal zwischen Cirruswand und Darmdivertikel, um an der Cirrusbasis nochmals, und zwar von mehreren Ganglien aufgenommen zu werden. In der Regel sind zwei im Bereiche der Parapod-Vorhöhle sehr nahe aneinander gerückte Ganglien vorhanden; zu ihnen kann sich aber (wie in unserer Taf. 5 Fig. 12) auch ein 3. höher in den Cirrus hinaufgerücktes gesellen. Es sind insbesondere diese basalen Ganglien des Dorsalcirrus, welche ich im Gegensatze zu dem ventralen Podganglion (des Ventralcirrus) als »dorsales Podganglion« bezeichnet habe. Wie im Abschnitte Nervensystem unten p. 109 beschrieben ist, treten diese Ganglien im 1. und 2. Segment, wo der Dorsalcirrus noch keine so grosse Dimensionen aufweist, jederseits compact in der Einzahl auf, so dass wir ihre Mehrzahl weiterhin in der Segmentreihe wohl als secundäre Erscheinung auffassen und dementsprechend allgemein von einem dorsalen Parapodganglion in der Einzahl sprechen dürfen. Nachdem die Nerven dieses Ganglion durchsetzt haben, durchziehen sie noch eine Strecke weit medio-ventrad die Podvorhöhle, um sich sodann, wie im Vorhergehenden beschrieben wurde, mit den Nerven des Ventralcirrus zu vereinigen und so verstärkt als sensibler oder receptorischer Seitennerv (3) zu den Haupt- und Nebenganglien des Bauchstranges zu ziehen vergl. ausser den citirten Figuren auch Taf. 5 Fig. 13).

Da auch das Parapodium mit einem Stylod ausgerüstet ist, welches überdies ganz ähnliche, nur etwas kleinere, mit starren Sinneshaaren besetzte Endorgane enthält wie der Dorsalcirrus, so lag die Vermuthung nahe, dass es sich hierbei noch um eine 3. Faser-Quelle für den sensiblen Nerven handelt. Es gelang mir auch ohne Weiteres, von den Endorganen aus einen kräftigen, nach kurzem Verlaufe in ein Ganglion (das laterale Podganglion) anschwellenden Nerven in die Parapodböhle hinein ventro-caudad zu verfolgen; aber nur bis zur Stelle, wo Parapod und Ventralcirrus zusammenstossen (Taf. 5 Fig. 12 *Pd* und Textfigur 20). Alle meine Bemühungen um die Feststellung seines weiteren Verlaufes blieben erfolglos. Und so muss ich es, trotzdem ich zu diesem Behufe viele Hunderte von Segmenten autotomisch getrennt und nach den verschiedensten Methoden untersucht habe, dahingestellt sein lassen, ob auch die Nerven des Parapod-Stylods sich denjenigen der beiden Cirren zugesellen, oder aber ob jene Theile eines von diesen und ihrem Seitennerven unabhängigen, etwa auf das Chätopodium beschränkten Reflexsystems repräsentiren. Im letzteren Falle dürfte es sich dann um eben jenes reflectorisch fungirende System handeln, welches das Vorstrecken und Rückziehen der Chätopodien regulirt, Bewegungen die, wie schon oben p. 84 erwähnt



wurde, auch an solchen Podien erfolgen, deren nervöse Verbindung mit dem Centralorgane des Segments (mit den Bauchstrangganglien) aufgehoben ist.

Betrachten wir nun die motorischen oder effectorischen Podnerven, und zwar ihrer centrifugal gerichteten Leitung entsprechend, von der Bauchganglienkette ausgehend. In dem das centrale Nervensystem behandelnden nächsten Abschnitte p. 114 wird gezeigt werden, wie der mittlere der 3 Seitennerven (Taf. 5 Fig. 13 SNv 2 und Textfigur 20 p. 96), welcher sich von dem hinteren sensiblen durch die Feinheit seiner Fasern scharf abhebt, motorischer Natur sein müsse, weil eben ausser diesem nachgewiesenen sensiblen und dem vorderen Spinndrüsennerve überhaupt kein anderer Seitennerv vorhanden ist. Ferner wird sich dort ergeben, dass, wenn dieser Nerv überhaupt Fibrillen an die Muskulatur des Stammes abgibt, es sich jedenfalls nur um eine minimale Abgabe von solchen handeln könnte, weil er unmittelbar nach seinem Austritt aus dem Ganglion ungeschwächt über dem seitlichen Strange der ventralen Längsmuskulatur vorbei streicht und ebenso weiter durch die Pod-Vorhöhle unter dem Ausführungsgange der Spinndrüse hinzieht, um in die Parapodhöhle einzudringen und hier im Bereiche des Chätopodiums fächerförmig in seine Fibrillen zu zerfallen. Dieser starke motorische Nerv dient also lediglich zur Versorgung podialer Muskulatur. Wie aber die Verbindung seiner Fibrillen mit den zugehörigen Muskeln erfolgt, darüber vermag ich leider keine Angaben zu machen, indem alle meine darauf abzielenden Untersuchungen bei der Kleinheit des Objectes erfolglos blieben. Es endigt nach alledem die Gesamtheit (oder doch jedenfalls nahezu die Gesamtheit) der Fibrillen des motorischen Nerven ebenso im Podium, wie die Gesamtheit jener des sensiblen Nerven aus dem Podium entspringt.

Aus der im Vorhergehenden beschriebenen Anordnung des podialen Nervensystems geht mit Notwendigkeit hervor, dass jedenfalls der Haupttheil der durch die podialen Receptoren vermittelten Erregungen erst im centralen Systeme, nämlich in den Ganglien der Bauchkette, da wo der sensible und der motorische Seitennerv sich erst treffen, in Actionen umgesetzt werden kann. Sollen solche Erregungen auch mit Umgehung dieses segmentalen Centrums umgesetzt werden, so müssen dafür besondere periphere\*) Centren vorhanden sein. Solch periphere Centren, die dafür sehr wohl geeignet sein könnten, repräsentiren nun die ventralen, dorsalen und lateralen Podganglien. Mir ist es nur nicht gelungen, bei *Ich.* in diesen Ganglien irgend einen Faseraustausch, resp. ein Aussenden motorischer Fasern zu entdecken. Die in

---

\*) In Folge der Ausdehnung des Reflex-Begriffs auf alle gesetzmässig wiederkehrenden Reizbeantwortungen, unbekümmert um die Rangordnung der Centren, in welchen die receptorischen und effectorischen Bahnen sich begegnen, entsteht in gewissen Fällen das Bedürfniss einer Abstufung eben dieser Centren. Im obigen Falle habe ich mir so geholfen, dass ich die podialen Reflexcentren als periphere den centralen der Bauchstrangganglien gegenüberstellte. Der dadurch entstandene Terminus »centrales Centrum« würde sich haben vermeiden lassen, wenn ich an Stelle von »peripher« und »central« »primär« und »secundär« gewählt hätte; ich habe das aber aus dem Grunde nicht gethan, weil durch letztere Termini ein unbeabsichtigtes zeitliches Moment mit zum Ausdruck gekommen wäre.

den Basen der ventralen Cirren zwischen Spinndrüse und Darmdivertikel gelegenen, ventralen Podganglien sitzen dem ventralen Cirrusnerven wie eine Kappe auf, und durch die dorsalen Podganglien ziehen die Fasern des Dorsalcirrus anscheinend unverzweigt durch. Und doch habe ich bei *Ich.* Eine Beobachtung gemacht, welche die Existenz wenigstens Eines peripheren Reflexcentrums über alle Zweifel erhebt: es kann nämlich das Chätopodium auch dann vorgestreckt und zurückgezogen werden, wenn das betreffende Podium vom Leibe abgetrennt, also die Verbindung zwischen Seitennerv und Ganglienkette unterbrochen ist. In diesem peripheren Centrum könnte aber jener Nerv des Parapodstylods nebst Ganglion gehören, dessen centrale Endigung mir, wie im Vorhergehenden p. 97 schon ausgeführt wurde, unbekannt geblieben ist. Viel mehr als diese meine Beobachtung fällt aber zu Gunsten des Vorhandenseins von peripheren Reflexcentren die Thatsache in's Gewicht, dass ein Forscher vor Kurzem auf Grund seiner an *Nereis virens*, einer sehr bedeutende Dimensionen erreichenden Annelide, angestellten Experimente die Podganglien geradezu als Reflexcentren der Parapodien bezeichnet hat. MAXWELL (97, p. 286) fand nämlich, dass, wenn er nach Durchschneidung der Seitennerven den Rücken- oder Bauchfühler reizte, jeder dieser Reize »mit mechanischer Präcision« starke Bewegungen des Parapodiums auslöste. Leider macht aber dieser Autor keine näheren Angaben über die Natur dieser Bewegungen, insbesondere darüber, ob es sich um Parapod- oder Chätopodbewegungen gehandelt habe. Mehr als 30 Jahre vor MAXWELL wurde übrigens dieses Experiment auch schon von QUATREFAGES (65, p. 87 und 88) an *Marphysa*, einer Eunicide, angestellt.

Autor sagt: »Je détruis la chaîne ganglionnaire dans les 19 premiers anneaux. Les pieds continuèrent à se mouvoir, mais les mouvements des deux pieds d'un même anneau n'étaient plus coordonnés«, ferner: »La destruction des ganglions de la chaîne ne paralyse pas immédiatement les pieds auxquels se distribuent les nerfs de ces ganglions, ce qui s'explique peut-être par l'existence des ganglions de renforcement et le chapelet secondaire qu'ils forment sur les côtés de l'animal.«

Man sieht, auch QUATREFAGES beobachtete reflectorische Parapodbewegungen. die er auf das Vorhandensein von Podganglien zurückführte, und wenn auch er jene Bewegungen nicht genauer präcisirte, so machte er doch Eine wichtige Angabe für uns, nämlich die, dass die Bewegungen der 2 Parapodien ein und desselben Segments nicht mehr coordinirt waren. Darin liegt aber der physiologische Ausdruck meiner anatomischen Befunde. Nicht blos darauf kommt es an, dass ein Parapod oder Chätopod überhaupt »bewegt« wird, sondern darauf, dass diese Bewegungen auf beiden Seiten in Abhängigkeit voneinander sowie im selben Rhythmus, mit einem Worte, dass sie coordinirt erfolgen. Dies könnte aber durch voneinander unabhängige einseitige, periphere Reflexcentren allein nicht erreicht werden, sehr wohl dagegen durch eine solche Anordnung, wie wir sie bei *Ich.* kennen gelernt haben, indem ja die Bauchganglien der beiden Seiten durch Commissuren verbunden sind, welche einen Faser-austausch ermöglichen. Wenn ich nun auch nach alledem die Ansicht hege, dass in Bezug auf die Locomotion die parapodialen Ganglien gegenüber den centralen der Bauchkette nur wenig in Betracht kommen, so soll doch damit die Bedeutung der ersteren nicht unterschätzt werden. Coordinirte Bewegung ist sicherlich das Product einer langen Entwicklung, und bevor es dazu kam, konnten die peripher-reflectorisch auszulösenden Actionen sehr wohl einen

erhöhten Wirkungskreis haben. Auch darf nicht übersehen werden, dass die Podien nicht blos Locomotionsorgane, sondern auch Waffen sind. Im Kampfe, sei es im aggressiven oder defensiven, erfolgt aber das Ausstossen der hunderte von stechenden und reissenden Borsten jedenfalls wirksamer unmittelbar auf den Reiz hin, als auf dem Umwege des Bauchstranges. Und auf Grund solcher Erwägungen können wir auch verstehen, dass podiale Ganglien selbst da noch zur Ausbildung gelangen, wo ihre Bedeutung in Folge der veränderten Lebensweise des Thieres nur noch sehr geringfügig sein kann.

Schliesslich sei das Ergebniss meiner Studien über das podiale Nervensystem noch in folgenden Sätzen recapitulirt. Der sensorische Theil besteht 1. aus dem Dorsalcirrusnerven mit dem dorsalen Podganglion, 2. aus dem Ventralcirrusnerven mit dem ventralen Podganglion, und 3. aus dem Parapodnerven mit dem lateralen Podganglion. 1 und 2 vereinigen sich zum sensiblen Seitennerven, ohne einen nachweisbaren Faseraustausch in den Podganglien eingegangen zu sein. In 3, dessen centraler Anschluss unbekannt geblieben, wurde wenigstens ein Theil jenes Nerven und Ganglions vermuthet, welcher das beobachtete peripher-reflectorische Vorstrecken und Rückziehen des von seinem segmentalen Centrum, dem Bauchstrangganglion, abgetrennten Chätopodiums vermittelt. Der motorische Theil wird durch den starken mittleren Seitennerven repräsentirt, welcher ohne nachweisbare Faserabgabe an die Stammesmuskulatur in die Parapodhöhle zieht und da fächerförmig in seine Fibrillen zerfällt. Welche Parapod- und welche Chätopodmuskeln aber er da speciell versorgt und wie, das liess sich an *Ich.* nicht eruiren.

## f. Allgemeine und vergleichende Bemerkungen.

Wie die meisten seiner Organsysteme, so weisen auch die Podien von *Ich.* als am meisten mit ihm übereinstimmend auf die Syllideen hin. Das Podium der Syllideen ist in derjenigen Generationsform, welche in der Regel der Artbeschreibung zu Grunde gelegt wird, nämlich in der meist ungeschlechtlichen Ammenform durchweg uniremal gebaut; in der aus solchen Ammen durch Theilung oder Knospung entstehenden geschlechtlichen Generation dagegen pflegt sich dem vorhandenen Ruder, dem Neuropodium, ein zweites, ausschliesslich mit Ruderborsten ausgerüstetes, ein Notopodium hinzuzugesellen. Es läge nun nahe, das Vorhandensein von zwei Chätopodien bei *Ich.* auf diese bei Syllideen allgemeine Potenz zurückzuführen, resp. sein zweites dorsales, ebenfalls mit eigenthümlich geformten Borsten besetztes Bündel mit demjenigen zu vergleichen, welches bei den sich ablösenden und frei umher schwimmenden Syllideen-Formen die Ausbildung eines besonderen Parapodiums zur Folge hat, wenn nicht auch sonst noch Fälle von Auftreten mehr als Eines Borstenbündels in ein und demselben Parapod verzeichnet wären, wie insbesondere bei Nereiden und Aphroditeen. Ob daher das 2. Borstenbündel von *Ich.* dem dorsalen Ruder der epitoken Syllideen-Generation entspricht,



oder nicht, muss vorläufig dahingestellt bleiben. Sehr bezeichnend für das Syllideen-Parapodium ist seine geringe Neigung zu Fortsatz-Bildungen. Aber ganz fehlt es doch nicht an solchen. So hat MARENZELLER 74 und 75 bei verschiedenen *Syllis*-Arten Vorder-, Hinter- und Mittellippen beschrieben. Ferner hat EHLERS (87, p. 149) als sehr auffälliges Merkmal seiner *Branchiosyllis oculata* das Vorkommen zweier kegelförmig zugespitzter Lippen am Ruderende betont. Und mit dem zu vergleichenden Gebilde von *Ich.*, nämlich mit dem Parapod-Stylod, in noch höherem Grade übereinstimmende Fortsätze wurden schon viel früher erwähnt, nämlich von CLAPARÈDE (63, p. 39) als einer der Species bestimmenden Charaktere seiner *Syllis armoricana* mit den Worten: »Endlich bemerkt man an der Spitze des Fussstummels ein conisches Züngelchen, das ich sonst bei keiner anderen Syllisart wahrgenommen.« Es handelt sich in letzteren Fällen offenbar um ganz ähnliche Parapod-Stylode wie bei *Ich.*

Bewimperung an erwachsenen Thieren kommt bei Anneliden nur in vereinzelten Fällen vor, und es ist deshalb hinsichtlich der postulirten Verwandtschaft von grossem Interesse, dass gerade bei Syllideen ähnliche Flimmerbänder und Wimperrosetten im Bereiche der Podien auftreten können, wie sie im Vorhergehenden von *Ich.* beschrieben worden sind. EHLERS (64, p. 227) erwähnt Flimmerung auf der Oberfläche der Fussstummel von *Syllis finmensis*, ferner (64, p. 243) Wimperrosetten an der Parapodbasis von *Syllis sexoculata*. Und MALAQUIN (93, p. 174) gibt an, dass bei vielen Autolyteen und Exogoneen im Bereiche der Parapodien und ihrer Anhänge bewimperte Stellen sowie Wimperrosetten vorkämen, bringt aber dieses Vorkommen, JOURDAN folgend, mit einem »sensitiven Epithelium« in Zusammenhang. Bei *Ich.* kann davon durchaus keine Rede sein, indem die sensitiven und die bewimperten Regionen sei es an den Parapodien, sei es an den Cirren in keinerlei Beziehung zueinander stehen. Sowohl die Syllideen (mit 1 Ausnahme) als auch *Ich.* entbehren der Kiemen, und dementsprechend ist auch das Gefässsystem bei den Syllideen nur wenig ausgebildet, bei *Ich.* sogar nicht vorhanden. Mir scheint nun, dass das an den exponirtesten Stellen unserer Würmer vorhandene Flimmerkleid sich hinlänglich als Ersatz der Respirationsorgane erklärt, indem durch die so energische Thätigkeit der Cilien dem ganzen Körper entlang fortdauernd ein Wechsel des umgebenden Mediums erhalten wird. Dass solch rastlos fungirende Gebilde wie Flimmerepithelien auch ihre entsprechende nervöse Versorgung haben, stempelt sie aber noch nicht zu Sinnesepithelien. Übrigens hat MALAQUIN an einer anderen Stelle seines Werkes (93, p. 274) selbst auf die respiratorische Bedeutung der Cilien tragenden Stellen der Parapodien und Cirren hingewiesen.

Die Cirren der Syllideen gehören zu den veränderlichsten Organen; sie verhalten sich in einzelnen Fällen sogar in der Segmentreihe ein und desselben Thieres verschieden. Demgemäss können sie auch für den Vergleich als solche nicht in Betracht kommen. In hohem Maasse dagegen ist dies der Fall hinsichtlich der innigen Beziehungen zwischen der einen Cirren-Kategorie, nämlich der ventralen, einer- und den Spinndrüsen andererseits. Ganz wie bei *Ich.* haben auch bei den Syllideen die Spinndrüsen oder, wie sie hier meist genannt werden,

die Fussdrüsen, ihre Lage im Bauchcirrus und münden durch denselben; auch erreichen sie bei einzelnen Syllideen-Gattungen eine ebenso enorme Ausbildung wie sie *Ich.* darbietet (vergl. MALAQUIN 93, p. 87).

Ganz im Gegensatze zu den Cirren sind die Borsten im Syllideenkreise von hoher systematischer Bedeutung, und *Ich.* bekundet denn auch nicht zum Wenigsten durch seine heterogomphen, zusammengesetzten Borsten mit theils messer- theils sichelförmigen Anhängen seine unverkennbare Abstammung von Syllideen. Was die so abweichenden handförmigen Borstenanhänge unseres Parasiten betrifft, so habe ich schon im Vorhergehenden zeigen können, dass diese ihre extreme Ausbildung durch allmähliche Übergänge zu den typischen Sichelborsten hinführt, und hier sei noch darauf hingewiesen, dass die Neigung der Sichelborsten, sich durch Verkürzung ihrer convexen Seite in handförmige umzuwandeln, offenbar auch bei Syllideen verbreitet ist. Es genügt irgend eine der systematischen Abhandlungen, resp. der betreffenden Abbildungen durchzusehen, um solchen Fällen zu begegnen. Als besonders zutreffend citire ich aber die von GRAVIER (90, p. 155) beschriebene *Syllis longissima*, wo, der Abbildung des Autors zufolge, die Verkürzung der convexen Seite des sichelförmigen Borstenanhanges nahezu ebenso weit gehen kann wie bei *Ich.*

Von nicht geringem Interesse war mir die Frage, wo sich für die in ihrer Complication und Vielseitigkeit vorläufig noch einzig dastehende Podium-Muskulatur von *Ich.* Vergleichbares finden werde. Die vorliegende Syllideen-Litteratur lässt uns in Bezug auf diese Organe im Stiche, indem eben ähnlich, wie in den meisten anderen Familien, in der Regel nur die typischen Acicula-Muskeln berücksichtigt sind. Indessen mit Einer erfreulichen Ausnahme. MALAQUIN, dessen monographische Bearbeitung der Syllideen ich schon so oft erfolgreich zum Vergleiche heranzuziehen vermochte, hat auch in Bezug auf die Podium-Muskulatur seiner Gruppe hinlänglich Anhaltspunkte dafür geliefert, dass die Gesamt-Muskulatur des Podiums gewisser Syllideen in hohem Maasse mit derjenigen von *Ich.* übereinstimmt. MALAQUIN ist vor Allem das Vorhandensein besonderer parapodialer Muskeln nicht entgangen. Er sagt nämlich (97, p. 97):

»Il existe, indépendamment des muscles des acicules ou des soies, des muscles spéciaux des parois du parapode. Ce sont des bandes musculaires transverses qui sont situées dans la portion antérieure et dans la portion postérieure du segment et dans le voisinage immédiat du dissépiment; elles viennent s'insérer sur la ligne médiane ventrale au-dessous de la chaîne nerveuse. L'insertion se fait précisément entre deux segments, c'est-à-dire là où existe le diaphragme musculaire qui constitue le dissépiment (Pl. 7 Fig. 2, Pl. 8 Fig. 1 et 2, m. t.). On comprend très bien que l'insertion de ces bandes musculaires transverses se faisant en cet endroit, il y a un point d'appui beaucoup plus résistant, que si elle se faisait en un point quelconque au-dessous de la chaîne nerveuse. Ces deux bandes musculaires antérieure et postérieure s'engagent dans la cavité pédieuse et s'appliquent sur la face antérieure et sur la face postérieure internes du pied; les fibres musculaires s'y étalent de façon à tapisser entièrement les parois de la cavité pédieuse auxquelles elles adhèrent fortement. On comprend tout de suite le rôle de cette disposition; les muscles transverses jouent pour la rame un rôle de soutien et en même temps lui permettent des mouvements en avant et en arrière selon que le muscle antérieur ou le muscle postérieur vient à se contracter. Il est certain que cette disposition doit jouer un rôle non seulement dans la locomotion, mais aussi dans l'extension de l'animal: la contraction de ces fibres musculaires tendant à rapprocher les parois latérales du corps et par conséquent à allonger le segment dans le sens antéro-postérieur.«

MALACQUIN hat also Parapodmuskeln gesehen; ob Vorwärts- oder Rückwärtszieher, ob Parapod-Heber oder Senker, muss freilich dahingestellt bleiben, bis diese Muskeln auch an einer Syllidee hinlänglich analysirt sind. Unzutreffend ist dagegen, wenn MALACQUIN diesen Parapodmuskeln zugleich die Wirkung zuschreibt, die seitlichen Körperwandungen einander nähern und so das Segment in der Längsrichtung strecken zu können. Das ist die Aufgabe der zur Stammesmuskulatur gehörigen Ringmuskeln, welche MALACQUIN von den Parapodmuskeln nicht zu unterscheiden vermochte. Wie schwierig übrigens die Unterscheidung dieser beiden Muskulaturen sich stellenweise gestaltet, das hat unsere vorhergehende Darstellung genügend erwiesen.

Es kann natürlich nicht meine Meinung sein, dass allein den Syllideen und *Ich.* eine so complicirte Muskulatur der Podien eigen sei; wenn nicht mehr Vergleichsmaterial vorliegt, so beruht das eben lediglich auf unseren unzureichenden Kenntnissen. Gut erforscht in dieser Hinsicht wurden bisher nur Annelidenformen mit ansehnlichen Hakenapparaten durch die trefflichen Untersuchungen von GRAFF (77, p. 34—40) und STUMMER-TRAUNFELS (93, p. 313—317) über *Myzostoma* sowie von SPENGLER (80, p. 474—477) über *Echiurus*. Diese Hakenapparate sind aber ebenso wenig wie ihre stark modificirten Träger zum Vergleiche mit typischer Anneliden-Organisation geeignet.

Von Einer typischen Annelidengruppe dagegen sind Gebilde bekannt geworden, die auf eine Podien-Muskulatur schliessen lassen, welche der von *Ich.* in Bezug auf die Höhe der Organisation nicht nur gleichkommen, sondern sie sogar noch weit übertreffen dürfte, nämlich der zuerst von EHLERS und sodann von LANGERHANS und PRUVOT beschriebene sogenannte Bandapparat von *Nephthys*. In Anbetracht, dass insbesondere LANGERHANS diesen Apparat für eine Art von innerem Skelett erklärt hatte, führte ich ihn in meiner Capitelliden-Monographie (57, p. 486, wo auch Litteratur-Angaben) im Anschlusse an die Lemmatochorde auf, and zwar mit folgenden Worten:

»Vor Allen Dingen möchte ich klar stellen, dass, was immer auch die Natur und Rolle dieses Bandapparates sein möge, er doch nur als Adnex des eigentlichen Stützapparats in Frage kommen kann, indem allein an letzterem, nämlich an der bereits von mir als »Lemmatochord« hervorgehobenen Neurilemmwucherung sich auch bei *Nephthys* die so mächtigen transversalen Muskelplatten ansetzen. Der Bandapparat bedarf sicherlich noch der eingehenderen Bearbeitung, vorzüglich im Hinblick auf seine Structur und sein Verhältniss zum Bauchstrange, respective zum Neurilemma; aber gestützt auf das, was mir eine flüchtige Untersuchung desselben ergab, stehe ich nicht an, das Ganze auch jetzt schon für einen modificirten Muskelapparat zu halten.«

Während ich dies niederschrieb, war aber schon eine Arbeit im Drucke, durch welche die Natur des Bandapparates ein für alle Mal aufgeklärt werden sollte. EMERY (87, p. 371—380) führte nämlich den Nachweis, dass dieser Apparat lediglich aus quergestreiften Muskeln besteht, und zwar aus Muskeln, deren Aufgabe es ist, die Parapodien zu bewegen. Durch Reconstruction seiner Schnittserien hat genannter Forscher den Zusammenhang dieses überaus complicirten Muskelsystems von Segment zu Segment und im Segmente bis zu den Parapodien dargestellt. Die Muskel-Anordnung der letzteren hat er aber nicht mehr in den Bereich seiner Untersuchungen gezogen. Und so wird es eine höchst anziehende Aufgabe



bilden, die EMERY'sche Darstellung durch die genaue Beschreibung der Parapod- und Chätopod-Muskulatur sowie des zugehörigen Nervensystems zu vervollständigen.

Während ich im Vorhergehenden genaue Angaben über den Verlauf der sensiblen Seiten-Nerven von den Ganglien der Bauchkette bis zu den Receptoren der Cirrus-Stylode machen konnte, war dies für die motorischen nicht in gleichem Maasse möglich, weil es mir nicht gelungen war, sie vom centralen Ursprunge aus weiter als bis in die Region des Parapodiums und Chätopodiums zu verfolgen, wo sie fächerförmig in ihre Fibrillen zerfallen. Welcher Theil der Chätopod- oder Parapod-Muskulatur also speciell von diesen motorischen Fibrillen innervirt wird, und wie das geschieht, dafür liess sich bei *Ich.* in Folge seiner geringen Grösse keine weitere Einsicht gewinnen. In Anbetracht nun, dass wir auch noch von keiner anderen Annelide diese Innervationsverhältnisse kennen gelernt haben, möchte ich nicht unterlassen auf einen Befund hinzuweisen, dessen wiederholte Bearbeitung wenigstens zu theilweiser Aufhellung der uns beschäftigenden Frage beitragen könnte. RETZIUS nämlich hat (91, p. 85 und 92, p. 5) bei verschiedenen eine erhebliche Körpergrösse erreichenden Polychäten, wie *Lepidonotus*, *Nephtys*, *Arenicola*, *Glycera* und *Nereis* durch Methylenblau gefärbte Nervenzweige verfolgen können, welche dicht neben den Borsten verlaufen. Am Borstenende, also im unteren Ende des Chätopodiums fahren diese Nerven plötzlich dichotomisch auseinander, um mit freien Ausläufern zu enden. Die einzelnen Theilungsfasern zeigen in ihrem Verlaufe hier und da knotenförmige Verdickungen, und die Enden der Fasern sind ebenfalls gewöhnlich in ähnlicher Weise verdickt. Hierdurch entsteht ein dendritisch verästelter Endapparat, welcher gewissermaassen den motorischen Nervenendigungen der quergestreiften Muskelfasern der Wirbelthiere ähnelt. Diese Nervenverästelungen verlaufen zwar ganz in der Nähe der Borsten, liegen aber in dem Gewebe der Borstendrüsen. Ganglienzellen waren nicht zu sehen. Auch der Ursprung dieser Nerven, sei es central sei es peripher, konnte nicht nachgewiesen werden. Mit den Muskeln, den Protrusoren der Chätopodien scheinen sie nichts zu thun zu haben, und so kam Autor dazu, die fraglichen Nerven und ihre Endäste als sensible Organe aufzufassen. Die Borsten stehen nicht nur im Dienste der Locomotion, sondern indirect auch der Empfindung. Es sind in Folge dessen bei den Polychäten, nach RETZIUS, zwei verschiedene Arten von sensiblen Nervenendigungen anzunehmen, nämlich 1. das über die ganze Körperoberfläche ausgebreitete System sensibler Nervenzellen, welche den unverzweigten peripheren Fortsatz durch die Epithelschicht der Epidermis nach aussen und den langen, feinen centralen Fortsatz durch die Nervenzweige nach dem Bauchstrang schicken; und 2. in den borstenführenden Parapodiensäcken eine Art von Nervenendigungen, welche in ihrer reichlich dendritischen Endverzweigung die bei den höher stehenden Thieren normale Endigungsweise sensibler Nerven darzubieten scheint.

Gegen die im Vorstehenden kurz wiedergegebene Darstellung und Argumentation von RETZIUS hatte ich schon zu einer Zeit Bedenken, als mir die seitdem an *Ich.* aufgedeckten Structurverhältnisse der Podien noch nicht bekannt waren. Die Borsten sollen nicht nur im Dienste der Locomotion, sondern indirect auch in dem der Empfindung stehen. Was soll

man sich aber darunter vorstellen? Etwa, dass die Borsten nach Art der Receptoren von bestimmten Reizen getroffen werden und, weil sie selbst (abgesehen von ihrer nachwachsenden Basis) ein todttes Secretionsproduct, nur indirect solche Reize auf die in der Borstenscheide gelegenen, fraglichen sensiblen Nervenendigungen durch Berührung übertragen? Und welche Qualität sollte den supponirten Sensationen zukommen? Alles Fragen, auf die irgendwelche plausible Antworten zu finden schwierig sein dürfte. Um so schwieriger, als ja die Podien in ihren vielfachen Anhängen ohnedem schon reicher als irgend welche andere Körpertheile mit unzweifelhaften Receptoren ausgerüstet sind. Der Hauptgrund für RETZIUS, die von ihm entdeckten chätopodialen Nerven für receptorische zu halten, war der, dass sich keine Beziehungen dieser Nerven zu irgend welchen chätopodischen Muskeln nachweisen liessen. Von den damals allein bekannten derartigen Muskeln, den Protrusoren und Retractoren, dringen keine in das die Borsten umschliessende Drüsengewebe ein, und so befand sich RETZIUS allerdings in der Zwangslage, entweder die Qualität der von ihm aufgefundenen Nerven vorläufig dahingestellt sein zu lassen, oder wenn er über diese ihre Qualität etwas aussagen wollte, ihre motorische Natur in Frage zu stellen. Diese Zwangslage existirt nun aber nicht mehr; denn es gelang mir, wie oben p. 87 geschildert wurde, bei *Ich.* einen Muskel nachzuweisen, der am Hinterende der Acicula entspringt, dieser eine Strecke weit parallel verläuft und sich dann in ungefähr 6 Äste theilt, welche in regelmässiger Reihenfolge zu den Borstensäcken ziehen, um in diese einzudringen. Die Aufgabe dieses Muskels besteht darin, die Borsten des vorgestreckten Bündels fächerförmig auszubreiten, daher sein Name Borstenspreizer. Da die Fähigkeit, die ausgestreckten Borstenbündel fächerförmig auszubreiten, nicht etwa eine Eigenthümlichkeit von *Ich.* bildet, sondern im Gegentheil den Anneliden mit complicirten Podien ganz allgemein zukommt, so stehe ich nicht an, die von RETZIUS beschriebenen Nerven für diejenigen zu halten, welche die einzelnen Muskelfasern des Borstenspreizers innerviren. Da alle die von diesem Autor untersuchten Species von ansehnlicher Grösse sind, so wird es nicht schwer halten, auch bei ihnen die betreffende Muskulatur, resp. ihr Verhältniss zu den fraglichen Nerven nachzuweisen; nur werden zu solchem Nachweise neben der Methylenblau-Methode auch andere, insbesondere Macerationsmethoden, zur Anwendung gebracht werden müssen. Nach alledem scheint es mir kaum zweifelhaft bleiben zu können, dass die von RETZIUS beschriebenen Nerven motorischer und nicht sensibler Natur sind, und dass in Folge dessen auch keine Rede davon sein kann, dass die Borsten ausser im Dienste der Locomotion im Dienste der »Empfindung« stehen. Hat doch übrigens RETZIUS selbst im Eingange seiner Beschreibung hervorgehoben, wie der dendritisch verästelte Endapparat der fraglichen Nerven gewissermaassen den motorischen Nervenendigungen der quergestreiften Muskelfasern der Wirbelthiere ähnele, welcher Vergleich allerdings dadurch viel von seiner Bedeutung verliert, dass Autor am Schlusse seiner Beschreibung von demselben dendritisch verästelten Endapparat sagt, dass er die bei den höher stehenden Thieren normale Endigungsweise sensibler Nerven darzubieten scheine.

Schliesslich noch einige Angaben über die Bildung der Parapodien im nachwachsenden Schwanzende, oder, wie ich diese Region zu nennen vorschlug, in der präpygidialen Wachstumszone. In dieser ventralen, bilateral symmetrischen Zone embryonalen Gewebes werden, so lange als die Thiere überhaupt in ihrer Segmentzahl wachsen, continuirlich neue Segmentanlagen abgegliedert, welche, je weiter caudal, um so einfacher sich verhalten. So stellt in dem auf Taf. 8 Fig. 21 abgebildeten Präparate die unmittelbar vor der Wachstumszone gelegene Anlage, also die des derzeit letzten (in Bildung begriffenen) Segments, eine noch einheitliche Masse dar. In der Anlage des vorletzten Segments ist es dagegen bereits zu einer zweifachen Gliederung gekommen, und zwar erstens im Bereiche der ventralen Medianlinie zu einer sagittal gerichteten, wodurch die Anlagen der Bauchstrangganglien abgetrennt werden, und zweitens lateral zu einer frontal gerichteten, wodurch die Anlagen für den Dorsalcirrus und für Parapod+Ventralscirrus geschieden werden. In der Anlage des drittletzten Segments haben sich die Bauchstrangganglien bereits vollständig abgelöst, der Dorsalcirrus hat sein Stylod abgegliedert; aber die Parapod-Ventralscirrus-Anlage lässt noch keine Anzeichen ihrer Trennung erkennen. Im viertletzten Segmente dagegen ist auch diese Trennung angebahnt, um in den nächstfolgenden durchgeführt zu werden.

In ganz übereinstimmender Weise erfolgt auch die Bildung der Parapodien bei Thieren, welche nach Autotomie zur Regeneration schreiten. Nachdem vor Allem ein Pygidium nebst Regenerationszone (präpygidiale Regenerationszone) gebildet worden, werden von dieser ebenfalls ventralen und bilateral-symmetrischen Zone mehrere einheitliche Anlagen abgegliedert und in diesen kommt es weiter durch medio-sagittale sowie durch latero-frontale Abtrennungen ebenso zur Entstehung der Bauchstrangganglien einer- und der Parapodien und Cirren andererseits (vergl. Taf. 8 Fig. 22).

Die Übereinstimmung solcher Bildungsweise geht aber noch weiter; denn sie erstreckt sich auf den embryonalen Bildungsmodus der Anneliden im Allgemeinen. Auch in dem aus dem Ei sich entwickelnden Keime nämlich entstehen zunächst gemeinsame ventrale, bilateral-symmetrische Anlagen, die sogenannten Bauchplatten, aus deren medialen Partien die Ganglien und aus deren lateralen die Podien erst secundär hervorgehen. Es ergibt sich daraus von selbst die grosse Ähnlichkeit zwischen diesen Bauchplatten einer- und den präpygidialen Wachstums- und Regenerationszonen andererseits.

---

## 9. Das Nervensystem.

Das Nervensystem von *Ich.* tritt schon am unversehrten Thiere, insbesondere an Totalpräparaten auffallend scharf hervor (Taf. 1 Fig. 6 und 10 *G*, Fig. 8 und 9 *BG*). Das



beruht in erster Linie auf der sehr geringen Mächtigkeit des Hautmuskelschlauches, sodann aber auch darauf, dass selbst die sehr reducirte Muskulatur im Bereiche des Nervensystems grösstentheils fehlt, und das letztere in Folge dessen unmittelbar unter die durchsichtige Haut zu liegen kommt. Eine Verschmelzung zwischen beiden findet jedoch, wie sich weiterhin ergeben wird, nur an einzelnen Stellen, und zwar in sehr beschränkter Weise statt.

Im Nachfolgenden werde ich die das Nervensystem zusammensetzenden Theile, nämlich das Gehirn sammt Schlundring, das Subösophagealganglion, den Bauchstrang und das Schlundnervensystem der Reihe nach zur Beschreibung bringen. Für diese Einteilung waren in erster Linie die embryologisch festgestellten Thatsachen maassgebend, dass Gehirn und Bauchstrang als zwei durchaus selbständige, erst secundär, vermittelt der aus dem Gehirn auswachsenden Schlundcommissur mit einander in Verbindung tretende Centren zur Anlage gelangen; sodann der durch zahlreiche Ergebnisse der Embryologie, vergleichenden Anatomie und Phylogenie aufgedrängte Schluss, dass wir im Subösophagealganglion nicht etwa nur das erste Ganglion des Bauchstranges, sondern das ursprünglich ventral im Soma allein vorhandene, bei Vergleichen (mit Rotatorien, Platoden, Mollusken etc.) allein in Betracht kommende Centrum vor uns haben, aus dem sich der Bauchstrang erst secundär und conform der Metamerie abgliedert hat. Wer sich für diese Probleme interessirt, den verweise ich auf deren eingehende Discussion in einer früheren Arbeit von mir (98, p. 154—166).

### a. Gehirn und Schlundring.

Untersucht man eine grössere Anzahl von Thieren, so findet man das Gehirn bald dem rostralen Pole sehr genähert, bald mehr davon entfernt (Taf. 7 Fig. 1 und 2 G). Diese Verschiebung ist aber, wie schon in den Abschnitten »Allgemeine Körperform« oben p. 2 und »Darmkanal« oben p. 20 dargelegt wurde, lediglich eine relative, durch die Ausstreckung, resp. Zurückziehung (Saugnapfbildung) des rostralen Körperendes bedingte. In Wirklichkeit hat das Organ seine constante Lage im 1. Segmente, und zwar nahe der Rückenwand (Taf. 9 Fig. 1 und 12—14 G). Median und ventral verläuft septumartig ein Muskel, der so das Gehirn unvollkommen gegen die übrige Kopfhöhle abgrenzt. Hinsichtlich seiner Form stellt sich das Gehirn als eine ziemlich compacte, dorso-ventral zusammengedrückte Masse dar, welche in ihrer Circumferenz verschieden tiefe und breite Einschnitte aufweist und demgemäss gelappt erscheint (Taf. 2 Fig. 8 und Taf. 7 Fig. 1 und 2 G). Man kann solcher Lappen oder Ganglien 2 seitlich-vordere, 4—6 seitlich-hintere und 2 median-hintere, im Ganzen also 8—10 unterscheiden. Die seitlich-vorderen Lappen, unterhalb welcher die Schlundcommissuren entspringen, vereinigen sich bogenförmig mit dem centralen Massiv des Gehirns, welches hier rostral stellenweise mit der Haut verschmilzt (Taf. 8 Fig. 12 G); ferner zieht von dieser Stelle des Gehirns ein kräftiges Nervenpaar zu den rudimentären, medianen Tentakeln (Taf. 7

Fig. 2 *Nv*). Die seitlichen Lappen, deren hinterster zugleich caudad gerichtet ist, sind die Träger des Seborgans (Taf. 7 Fig. 1 *SO*); sie geben jederseits einen laterad gerichteten Nerven ab, deren Endigung mir aber unbekannt geblieben ist. Die hinteren Lappen endlich sind durch sehr tiefe Ausschnitte von den vorigen getrennt und median verschmolzen. Gegenüber seiner bedeutenden Grössen-Entfaltung in der Richtung der Länge und Breite fällt der geringe Höhendurchmesser des Gehirns auf; das ganze Organ erscheint daher auch wie kuchenförmig abgeplattet. Ein Blick auf die citirten Figuren genügt, um sich davon zu überzeugen, dass das Gehirn von *Ich.* durchaus asymmetrisch ist. Von den vorderen Lappen erscheint bald der rechte, bald der linke kräftiger; von den seitlichen kommen bald rechts, bald links nur 2 (anstatt 3) zur Ausbildung, und von den hinteren stellt sich, ebenfalls ganz regellos, bald der eine, bald der andere Lappen auffallend verkürzt dar. Es liegt nahe, diese Asymmetrie mit dem Parasitismus von *Ich.* in Zusammenhang zu bringen. Hinsichtlich seiner Zusammensetzung verhält sich das Gehirn ähnlich wie das der meisten Anneliden, das heisst, es besteht in seiner Peripherie aus Zellen, im Centrum aus Fibrillen, wobei aber zu bemerken ist, dass dieses Centrum bei *Ich.* zwar dorsal die Zellenlage aufweist, ventral dagegen derselben entbehrt, dass mithin die Hauptmasse der Zellen in den im Vorhergehenden geschilderten, peripherischen Lappen oder Ganglien angehäuft ist (Taf. 7 Fig. 12, Taf. 9 Fig. 1 und 12—14 *G*). Diese Zellen gehören ausnahmslos zur Kategorie der kleinsten Ganglienzellen, sind daher für die histologische Untersuchung sehr wenig geeignet. Die Fibrillen stimmen mit denjenigen des Bauchstranges überein.

Die Commissuren des Schlundringes entspringen als Fortsetzungen der centralen Fibrillenmasse jederseits unter den vordersten Gehirnlappen (Taf. 5 Fig. 4 und Taf. 9 Fig. 12 *SR*) und ziehen nahe an der Haut latero-ventrad, dem 1. und 2. Segment entlang, zu dem in letzterem Segmente gelegenen Subösophagealganglion (Taf. 7 Fig. 3 und Taf. 9 Fig. 14 *SG*). Nahe an ihrem Ursprunge geht von jeder Commissur ein Nerv ab (Taf. 9 Fig. 12 *SR* und *Nv*), der sich nach kurzem Verlaufe in mehrere Äste spaltet, von welchen ein ventral verlaufender eine Verbindung mit dem Ganglion des ventralen Fühlercirrus (*GnFCv*) herzustellen scheint, und zwei lateral nach aussen gerichtete sich in den dorsalen Fühlercirrus (*FCd*) verfolgen liessen. Oder richtiger: diese Cirrusnerven laufen eine Strecke weit gemeinsam mit den Commissurennerven, und während letztere sich direct zum Gehirne begeben, ziehen erstere zunächst zu einem in unmittelbarer Nähe des Gehirns gelegenen Ganglion, dem dorsalen Fühlercirrus-Ganglion (*GnFCd*), welches, wahrscheinlich durch ebenfalls im Schlundringe verlaufende Fasern, mit dem Gehirne in Verbindung tritt. Und ebenso wie aus dem dorsalen Fühlercirrus dorsad, so zieht aus dem ventralen Fühlercirrus ventrad ein Nerv zunächst zu einem Ganglion, dem ventralen Fühlercirrus-Ganglion (*GnFCv*) und von da gemeinsam mit den Fasern des Schlundringes nach dem Subösophagealganglion. Dass diese beiden unzweifelhaft übereinstimmend fungirenden Fühlercirren ihre unter sich verbundene Nerven allem Anscheine nach in zwei ganz verschiedene und entgegengesetzt gelegene Centren entsenden, ist gewiss auffallend; vielleicht hängt das physiologisch mit Aufgaben der Raum-Orientirung

(Rücken- und Bauchlage) zusammen (vergl. den Biologischen Theil, Locomotion). Dass aber dieses Verhalten kein vereinzelt ist, ersehe ich aus den sorgfältigen Arbeiten über das Nervensystem von *Nereis virens* Sars, die wir TURNBULL (76, p. 277), HAMAKER (98, p. 93) und LANGDON (00, p. 27) verdanken. Diese Autoren haben ganz ähnliche Beziehungen zwischen Schlundring, Fühlercirrus-Nerven, Fühlercirrus-Ganglien und Subösophagealganglion festgestellt, und TURNBULL spricht geradezu von einem 2., accessorischen Schlundringe. Noch bedürfen aber diese Beziehungen exacterer Darstellung. Meine Bemühungen um eine solche durch Freipräpariren der betreffenden Theile scheiterten an der Kleinheit des Objects.

## b. Subösophagealganglion.

Ungleich dem compacten Gehirne repräsentirt dieser Theil eine deutliche paarige Bildung, welche ihre Lage nahe der Bauchwand links und rechts von der median-ventralen Längsmuskulatur im 2. Segmente hat (Taf. 6 Fig. 3, 5 und 6 *SG*). Jede dieser Hälften besteht aus 4 Ganglien, welche nach dem Cölome hin zwar eine grosse Unabhängigkeit darbieten, in der Tiefe aber mit ihren Fasermassen wenigstens stellenweise zusammenhängen (Taf. 9 Fig. 1, 13 und 14). Es lassen sich 2 grössere äussere oder vordere und 2 kleinere hintere oder innere Ganglien unterscheiden. Ihre Form variirt in hohem Grade, und wie beim Gehirne so macht sich auch hier eine auffallende Asymmetrie geltend. Ich verweise auf Taf. 7 Fig. 6, wo links Ganglion 3 viel kleiner als rechts, und auf Taf. 7 Fig. 5, wo Ganglion 3 links weit nach vorn gerückt, rechts dagegen neben 2. und zwar als ein Anhang dieses erscheint. Die minderen, die Symmetrie störenden Unregelmässigkeiten erspare ich mir zu beschreiben, weil sie sich ohne Weiteres an den Figuren erkennen lassen.

Was nun die vom *SG* abgehenden Nerven betrifft, so kommen vor allen die Schlundcommissuren in Betracht, welche vor derjenigen Stelle die äusseren Ganglien (1 und 2) erreichen, wo letztere von den Parapod-Muskeln, und zwar von den ventralen Rückwärtsziehern des 1. Parapodpaares, resp. den Vorwärtsziehern des 3. Parapodpaares (vergl. Abschnitt Podien oben p. 82) durchbohrt werden (Taf. 7 Fig. 3). Sodann die Nerven des 1. und 2. ventralen Podganglions. Der Nerv des 1. ventralen Podganglions, welches, entsprechend der rudimentären Natur des 1. Parapods, eine nur geringe Grösse aufweist, erreicht das *SG* nahe an seiner Vordergrenze, derjenige des 2. dagegen, welches schon in voller Ausbildung erscheint, erreicht es nahe an seiner Hintergrenze (Taf. 9 Fig. 14 *PodGnr* und *SG*). Es innervirt demnach, im Gegensatze zu allen folgenden Ganglienknotten der Bauchkette, das Subösophagealganglion die Podien zweier Segmente. Da wo diese podialen Nerven in das *SG* eintreten, stehen seine beiden Hälften durch Commissuren in Verbindung, so dass also eine vordere und eine hintere Commissur vorhanden ist. Ausser den ventralen Podganglien sind im 1. und 2. Segmente noch kräftige dorsale ausgebildet (Taf. 7 Fig. 1 und Taf. 9 Fig. 13 und 14).



*PodGnd*). Auch im 3. Segmente liess sich an den Totalpräparaten in der Pronation noch ein solches dorsales Ganglion erkennen, wogegen sie in den folgenden Segmenten an solchen Präparaten nicht mehr nachweisbar waren. Da indessen alle Dorsalcirren einen deutlichen Nerven aufweisen, so konnte es keinem Zweifel unterliegen, dass auch weiterhin diese Ganglien, wenn auch nicht in so compacter Anordnung, vorhanden sein würden. Und in der That haben sie sich, wie schon im vorigen Abschnitte p. 97 gezeigt wurde, vom 3. Segmente ab als in mehrere kleinere Ganglien aufgelöst erwiesen.

Hinsichtlich der Structur sei bemerkt, dass die vorderen Lappen des *SG* aus kleinen Zellen, ähnlich jenen des Gehirnes, die hinteren dagegen zum Theil aus relativ sehr grossen bestehen, aus ähnlichen wie solche im Folgenden genauer von den Ganglien des Bauchstranges zur Beschreibung gelangen werden.

### c. Bauchstrang.

Wie die beiderseitigen Gangliengruppen des Subösophagealganglions, so werden auch die nachfolgenden Ganglien des Bauchstranges durch den medianen Längsmuskel des Stammes von der Medianlinie entfernt gehalten (Taf. 7 Fig. 3, 4 und 7—9), und da diese Ganglien in jedem Segmente durch 2 Commissuren miteinander verbunden sind, so repräsentirt der Bauchstrang von *Ich.* ein sogenanntes Strickleiternnervensystem (Taf. 7, Fig. 7 und 12 *BCa* und *BCp*). Als weitere Eigenthümlichkeit ist hervorzuheben, dass *Ich.* in jedem ausgebildeten Segmente 2 Paar Ganglien besitzt, nämlich ausser den grossen, allein durch Connective und Commissuren untereinander direct verbundenen Hauptganglien noch je ein Paar kleinerer, voneinander unabhängiger, nur mit den Hauptganglien ihrer Seite, resp. deren sensiblen Seitenerven verbundener Nebenganglien (Taf. 7 Fig. 3, 4 und 7—11 *BG* und *NG*). Die ventral innig der Haut angeschmiegeten, ja stellenweise ohne scharfe Grenze in sie übergehenden, dorsal hingegen mächtig in das Cölom vorspringenden Hauptganglien haben ihre Lage je in der Segmentmitte. Ihr seitlicher Abstand ist am grössten in der ersten Körperhälfte; von da ab verringert er sich ganz allmählich bis zur Schwanzregion, und in dieser selbst kann von einem solchen überhaupt kaum mehr die Rede sein (Taf. 8 Fig. 21 A und 22). Die von der Bauchkette gebildete Strickleiter läuft dementsprechend caudad spitz zu, oder richtiger, die ursprünglich der Medianlinie genäherten Ganglien rücken erst nachträglich, in dem Maasse als das betreffende Segment heranwächst, auseinander. Das Breitenmaass der Strickleiter ist auch starken temporären Schwankungen unterworfen, indem es bei geschlechtsreifen Thieren das Doppelte von dem unreifer, schlanker betragen kann. Die Form dieser Ganglien ist die einer Birne, deren Körper rostro-mediad und deren Stiel caudo-laterad gerichtet liegt (Taf. 7 Fig. 4 und 9). Mit den Stielen, als Wurzeln der beiden hinteren Seitenerven, werden wir uns erst weiterhin zu beschäftigen haben; hier sei zunächst der Structur der Ganglienkörper gedacht.

Man kann allgemein sagen, dass ihre Zellen eine verschieden mächtige periphere Haube um einen centralen Faserkern bilden, eine Haube, die nur ventral, da wo dieser Faserkern mit den Connectiven zusammenhängt, durchbrochen ist (Taf. 9 Fig. 2 und Taf. 10 Fig. 1, 4, 5 und 6 BG). Während nun die meisten Zellen, ähnlich wie die des Gehirns, sehr klein und überaus dicht zusammengedrängt sind, fallen an einer scharf begrenzten Stelle solche von relativ bedeutender Grösse auf. Bei der Rückenansicht erscheint diese Stelle, welche zur Unterscheidung vom Reste des Ganglions sensorische Stelle heissen mag, caudo-lateral, also im Bereiche der Seitennerven-Wurzeln, bei der Bauchansicht rückt sie mehr caudo-medial. Diese relativen Riesenzellen lassen nur selten Zellmembranen erkennen, haben ein helles, sehr feinkörniges Plasma und auffallend kleine Kerne (Taf. 7 Fig. 9, 10 und 15). Einen noch grösseren Contrast bieten aber an eben dieser Stelle die Fasern im Vergleich mit denjenigen der übrigen Theile des Ganglions dar. Während nämlich letztere aus dem bekannten Gewirre feinsten Fibrillen bestehen, sind erstere deutlich individuell erkennbar und erreichen stellenweise einen relativ enormen Durchmesser (Taf. 7 Fig. 8—10 SN2 und Fig. 13—20). In diesem Falle haben sie eine homogene glasartig durchscheinende Beschaffenheit, und zwar oft in so hohem Grade, dass man sie, insbesondere in Präparaten, die mit Alcohol und ätherischen Ölen behandelt wurden, mit Gewebslücken verwechseln könnte (Taf. 7 Fig. 13—20). Im Ganglion kommt es zunächst zu einer groben Verzweigung dieser Fasern (welche ich allgemein als sensible und da, wo sie anschwellen, als Markfasern unterscheiden will), wobei sie wenig ihren Durchmesser ändern, sodann stellenweise zu einer korbartigen Vereinigung dieser Zweige. In den Lücken der so entstandenen Körbe liegen die Riesenzellen, oft so regelmässig begrenzt, dass man die Nervenkörbe für eine die Zellen umgebende Bindesubstanz zu halten geneigt sein könnte. Die Zweige, resp. die von ihnen gebildeten Geflechte, repräsentiren nun aber nicht etwa die letzten Endigungen dieses Fasersystems, indem stellenweise von jenen nach dem Neuropil des Ganglions gerichtete Äste abgehen, die anfangs noch den Habitus der Markfasern aufweisen, in ihrer weiteren Aufsplitterung dagegen immer feiner werden und sich schliesslich im Fibrillengewirre nicht mehr unterscheiden lassen. Dabei können jene Äste zunächst eine Strecke weit unverzweigt verlaufen, um sich erst weiterhin zu theilen, oder aber es kann schon im Anfange ihres Verlaufes zu solchen Theilungen kommen (Taf. 7 Fig. 13—20). Besser als die centrale liess sich die periphere Endigungsweise dieser Fasern erkennen. Sie sind es nämlich, die (nebst den später zu schildernden Fasern der Nebenganglien) die hintersten Seitennerven zusammensetzen, und da diese Nerven continuirlich bis zu den Receptoren der Cirren verfolgt werden konnten (Taf. 5 Fig. 12, Taf. 7 Fig. 7 und 8 SN3), so lässt sich mit grösster Bestimmtheit constatiren, dass sie sensibler Natur sind. In fixirten Präparaten pflegen die breiten Markfasern stellenweise, insbesondere im Seitennerven, in dünne Fibrillen überzugehen, welche indessen in der Regel noch immer erheblich kräftiger sind als die des motorischen Seitennerven (Taf. 7 Fig. 9—12 SN2 und SN3). Dass die Markfasern je nach den Präparationsweisen sowohl in den Ganglien als auch in den Seitennerven ein so unregelmässiges Kaliber zeigen, dass sie ferner streckenweise continuirlich

in feinere Fibrillenbündel übergehen, scheint mir keine andere Erklärung zuzulassen, als dass wir es in dem »Marke« mit einer sehr vergänglichen, die eigentlichen Fibrillen isolirenden Hülle zu thun haben, welche in den Präparaten zum Theil der Zerstörung anheimzufallen pflegt. Vollauf bestätigt wurde aber diese Auffassung dadurch, dass es mir schliesslich gelungen ist, an lebenden Thieren, welche längere Zeit hindurch gelindem Deckglasdruck ausgesetzt waren, die Markfasern vom Ventralcirrus bis in das Ganglion der Bauchkette hinein, also von ihrem Ursprunge bis zu ihren centralen Endigungen continuirlich ohne Markschwund zu verfolgen (Taf. 7 Fig. 8 *SN3*). In diesem ihrem frischen Zustande heben sie sich durch ihr mattgelbes Ansehen scharf von allen anderen Geweben ab, so scharf, dass Camera-Zeichnungen von ihnen angefertigt werden konnten. Solche frische Präparate haben auch für folgende zuvor an Schnitten gemachte und mir damals unverständlich gebliebene Beobachtung die gesuchte Aufklärung geliefert. An verschiedenen durch die sensorische Stelle der Ganglien geführten Schnitten wurden nämlich in der Epidermis oder zwischen Epidermis und Cuticula gelegene Markfasern getroffen (Taf. 7 Fig. 8, 11 und 13 *Rr[VO]*), welche mit ähnlichen keulenförmigen Anschwellungen endeten, wie die sensorischen Markfasern im Ventralcirrus (Taf. 5 Fig. 12 und Taf. 7 Fig. 8 *Rr* in *VC*). In diesem Cirrus bilden die Keulen, wie im vorhergehenden Abschnitte p. 96 gezeigt wurde und ausführlicher noch im nächsten Abschnitte p. 126 gezeigt werden wird, Receptoren, und zwar Tangoreceptoren. In den frischen Präparaten fand ich nun regelmässig in jedem Segmente jederseits im Bereiche des sensiblen Nerven den Ganglien büschelförmig aufsitzende Gruppen solcher keulenförmig auslaufender Markfasern, welche mit jenen der Ventralcirren durchaus übereinstimmten. Ich. hat also in jedem Segment ausser den podialen Receptoren ventral jederseits der Medianlinie im Integument eingeschlossene, welche nach kurzem Verlaufe in die sensorische Stelle des Ganglions und Nebenganglions eindringen. Was nun die Function dieser Receptoren-Kategorie, welche ich in morphologischem Sinne als segmentale Ventralorgane bezeichnen will, betrifft, so verweise ich auf den Abschnitt Sinnesorgane unten p. 127 und auf den Biologischen Theil, Locomotion, wo gezeigt wird, dass es wahrscheinlich eben diese Ventralorgane sind, welche den sogenannten »Umdrehungsreflex« und die peristaltische Locomotion auslösen.

Wer sich mit dem Nervensystem niederer Thiere beschäftigt hat, dem wird nicht entgangen sein, dass die im Vorstehenden gekennzeichneten Nerven in hohem Grade mit denjenigen übereinstimmen, welche früher als LEYDIG'sche Fasern, Riesenfasern, Neurochordnerven und neuerdings auch von APÁTHY (97b, p. 559) als sensorische Schläuche beschrieben worden sind. Und in dieser Hinsicht ist es von Interesse, dass durch Osmiumpräparate das Vorkommen auch längs verlaufender Markfasern in den Connectiven des Bauchstranges nachgewiesen werden konnten (Taf. 7 Fig. 21). Ich habe mich bisher vergebens bemüht, mit Hilfe der Methylenblau- und Goldmethode noch tiefer in die Details dieser Structuren einzudringen, weshalb eine eingehendere Darstellung der ganzen Verhältnisse dieser Nerven sowie ihrer Beziehungen zu den Ganglienzellen das Object künftiger, lediglich daraufhin gerichteter Untersuchungen zu bilden haben wird.



Die der Haut angelagerten, ja stellenweise mit ihr verschmolzenen Connective (Taf. 5 Fig. 4, Taf. 7 Fig. 14 *A*, Taf. 9 Fig. 2 und Taf. 10 Fig. 2, 7, 8 *BCr*) lassen sich an gefärbten Totalpräparaten, die in Harzen eingeschlossen sind, nur schwer erkennen, wogegen sie an ungefärbten in Glycerin eingeschlossenen sowie an Methylenblau-Präparaten scharf hervortreten. Und Gleiches gilt für die eben so innig der Haut angeschmiegtten Commissuren, deren 2 vorhanden sind, wovon die eine, hintere, genau da verläuft, wo vom Ganglion die podialen Seitennerven abgehen, und die andere, vordere, da, wo der Spinnendrüsennerv abgeht (Taf. 5 Fig. 10, Taf. 7 Fig. 7 *BCa* und *BCp*).

Die Nebenganglien sind, wie sich aus den betreffenden Zeichnungen ergibt, viel kleiner als die Hauptganglien. Ihre Form ist die von seitlich comprimierten, mit den Stielen dorso-ventrad und zugleich laterad gerichteten Birnen (Taf. 7 Fig. 3, 4 und 9—11 *NG*), also ähnlich der der Hauptganglien. Ihre Lage haben sie medio-caudal von letzteren, im Bereiche der medianen Längsmuskulatur und der Septa. Zwischen Haupt- und Nebenganglien verläuft das kräftige Muskelpaar der ventralen Parapod-Vorwärtszieher (Taf. 5 Fig. 5 und 6 und Taf. 7 Fig. 3 und 4 *PdVZv*). Hinsichtlich ihrer Structur erinnern die Nebenganglien auf den ersten Blick an die oben beschriebene sensorische Stelle der Hauptganglien, wo allein Riesenzellen und sensible Fasern auftreten. Auch hier weisen die zwar im Vergleiche mit jenen der Hauptganglien viel kleineren, aber gegenüber den gewöhnlichen kleinzelligen Ganglienzellen noch immer sehr ansehnlichen »Riesenzellen« ein sehr feinkörniges Plasma sowie auffallend kleine Kerne auf, und die diese Zellen umspinnenden Fasern sind in der Regel ähnlich wie die an den betreffenden Stellen der Hauptganglien markartig angeschwollen (Taf. 7 Fig. 4, 9, 10 und 18 *NG*). Sind ja auch diese Fasern vollkommen gleichen Ursprunges, indem sie dem hintersten (3.) Seitennerven entstammen, welcher nach Versorgung der sensorischen Stelle des Hauptganglions mit einem Theile seiner Fasern ventral quer den Faserkern dieses Ganglions durchzieht und sich zu dem betreffenden Nebenganglion begibt (Taf. 7 Fig. 5 und 11). Es stellen nach alledem die Nebenganglien complete Wiederholungen der sensorischen Stellen der Hauptganglien, also sensorische Hilfganglien dar. Während die Hauptganglien nicht nur centripetal, sondern auch centrifugal leitende Seitennerven und ausserdem beiderseitige Ganglien verbindende Commissuren besitzen, entbehren die Nebenganglien sowohl der centrifugal leitenden Seitennerven als auch der Commissuren. Sie stellen demnach förmliche »Sackgassen« dar, in welchen ein Theil der Fibrillen der sensiblen Seitennerven sich verlören. Die physiologische Ungereintheit, welche eine solche Anordnung darböte, war mir Veranlassung, immer wieder nach centrifugal gerichteten Ausläufern dieser Nebenganglien zu suchen. Und ich fand auch endlich an Macerationspräparaten einzelne, von welchen feinste mit Varicositäten versehene Fibrillen abgingen. Der weitere Verlauf dieser Fibrillen konnte zwar nicht durch die Beobachtung festgestellt werden; aber es dürfte wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass wir in ihnen Fäden vor uns haben, welche einen Theil der Stammesmuskulatur, und zwar wahrscheinlich die den Nebenganglien benachbarten medio-ventralen Stränge dieser Muskulatur versorgen (Taf. 7 Fig. 3, 4, 9 und 10 *LMr*).

Seitennerven sind in jedem Segmente jederseits 3 vorhanden, nämlich je ein vorderer (1) und mittlerer (2) mit sehr feinen und je ein hinterer (3) mit gröberen Fasern (Taf. 5 Fig. 13 und Taf. 7 Fig. 7 *SNv1—3*). Diese hinteren Nerven haben wir bereits im Vorhergehenden als unzweifelhaft sensible kennen gelernt, indem sich feststellen liess, dass jeder als continuirliche Fortsetzung der Receptoren des Ventralcirrus sich zunächst zum ventralen Parapodganglion seiner Seite begibt, von da mit einem Theile seiner Fasern zur sensorischen Stelle des Hauptganglions und mit einem anderen Theile zum sensorischen Nebenganglion verläuft (Taf. 5 Fig. 12 und Taf. 7 Fig. 8 *SNv3*). Der vorderste kaum halb so starke Seitennerv versorgt, wenn auch nicht mit der Gesamtheit, so doch jedenfalls mit dem grössten Theil seiner Fibrillen die Spinndrüse (vergl. oben p. 73) (Taf. 5 Fig. 13 und Taf. 7 Fig. 7 *SNv1*). Da nun ausser dem hinteren sensiblen und dem vorderen secretorischen überhaupt kein anderer Seitennerv als der mittlere vorhanden ist, so folgt schon daraus, dass dieser motorischen Charakters sein werde. Man sollte nun erwarten, dass dieser Nerv, und zwar mit dem Haupttheil seiner Fibrillen vor Allem die verschiedenen Stränge der Stammesmuskulatur versorgen werde, und dass nur wenige für die Podien übrig bleiben würden. Das Gegentheil ist der Fall. Wenn dieser Nerv überhaupt Fibrillen an die Muskulatur des Stammes abgibt, wofür ich durchaus keine Beweise zu gewinnen vermochte, so kann es sich jedenfalls nur um eine minimale Abgabe von solchen handeln, indem jener unmittelbar nach seinem Austritte aus dem Ganglion ungeschwächt über die seitlichen Stränge der ventralen Längsmuskulatur vorbeistreicht und ebenso weiter durch die Parapod-Vorhöhle unter dem Ausführungsgange der Spinndrüse hinzieht, um in die Parapodhöhle einzudringen und hier im Bereiche des Chätopodiums fächerförmig auszustrahlen (Taf. 5 Fig. 13 und Taf. 7 Fig. 7, 9, 10 und 12 *SNv2*, vergl. auch oben Abschnitt Podien p. 95). Während die Markfasern des sensiblen Nerven zunächst, wie oben beschrieben wurde, die Riesenellen umziehen und erst secundär immer feiner sich verzweigende Äste in das Neuropil des Ganglions entsenden, verlaufen die feinen Fibrillen des motorischen Nerven direct zum Neuropil, um hier nach allen Richtungen hin auszustrahlen (Taf. 7 Fig. 10 *SNv2*). Hier in diesem Faserkern haben wir natürlich auch den Ort zu suchen, wo die centralen Endigungen der beiderlei Nerven sich begegnen. Über die Art ihrer Beziehungen vermag ich aber auf Grund meiner bisherigen Ergebnisse noch keine Angaben zu machen.

Da unter den aus den Ganglien hervorbrechenden Seitennerven sich keiner als zur Stammesmuskulatur gehörig hat nachweisen lassen, so hoffte ich solche von den Connectiven abgehend zu finden. Aber alle meine mit den verschiedensten Methoden daraufhin angestellten Untersuchungen blieben resultatlos, so dass also die Innervation jener Muskulatur in anderer Weise erfolgen muss. Wie auf p. 113 geschildert wurde, fand ich von isolirten Nebenganglien einzelne feine Fibrillen abgehen und vermutete in ihnen motorische, speciell zu den medianen Längsmuskelsträngen verlaufende Fäden. Ist diese Vermutung begründet, so könnten auch die Hauptganglien ihre motorischen Fibrillen diffus anstatt in compacten Strängen zur Muskulatur entsenden. Nur gelang mir es hier nicht, solche Fibrillen von den Ganglienknotten abgehen zu sehen.

### d. Das Schlundnervensystem.

Hierher gehören vor Allem die Ganglienzellengruppen der im Abschnitte »Darmkanal« p. 23 beschriebenen Saugnapfretractoren. Während die latero-ventralen dieser Retractoren mit einem Plexus zahlreicher, anastomosierender, gruppenweise zwischen den Muskelfasern zerstreut liegender Ganglienzellen ausgerüstet sind, weisen die medio-ventralen nur Eine aus 4 solchen Zellen bestehende Gruppe auf (Taf. 8 Fig. 1 *Gn* der *SNRc*). Mit einem ganz ähnlichen Plexus sind die Rüsselretractoren der Capitelliden ausgerüstet (vergl. EISIG 87, p. 256 und 429 sowie 98, p. 139). In beiden Fällen haben wir es wohl mit einem Reflexcentrum für die Einstülpung des rostralen Körperendes zu thun, nur mit dem Unterschiede, dass es sich bei den Capitelliden um ein rhythmisches Ein- und Ausstülpen beim Bohracte, bei *Ich.* dagegen um eine gelegentliche Einstülpung zum Behufe der Saugnapfbildung handelt.

Sodann gehören hierher die im selben Abschnitte Darmkanal p. 29 erwähnten Ganglienzellengruppen des Pharynx. In der vorderen Abtheilung dieses Organs liegt jederseits im Bereiche der Dilatoren eine Gruppe von 4 grossen isolirten Zellen (Taf. 3 Fig. 15 *PhaGZ*), in der hinteren Abtheilung dagegen Eine Gruppe kleiner zu einem rundlichen Ganglion vereinigt (Taf. 3 Fig. 15 *PhpGn*). Dass auch diese Einlagerung sympathischer Ganglien in die Muskulatur der Schlundwand von *Ich.* kein einzelntes Vorkommen darstellt, ersehe ich daraus, dass SMIDT (01, p. 622) vor kurzem einen übereinstimmenden Befund von der Schlundmuskulatur der Pulmonaten beschrieben hat. Bei *Ich.* stellen diese Ganglien offenbar die reflectorischen Centren für den in seiner Existenz eine so wichtige Rolle spielenden Saugact dar.

Endlich ist hier noch der Ganglien der Stilett-scheeren-Muskulatur zu gedenken, und zwar zunächst der oben p. 40 schon erwähnten Ganglien der Stilettretractoren, jener mächtigen Zellenanhäufungen, welche je dorsal und ventral da unter jenen Retractoren liegen, wo ihre compacten Stränge fächerförmig in zahlreiche Bündel zerfallen (Taf. 3 Fig. 15 *StRGn* und Taf. 9 Fig. 1 *Gn*). Dass diese Ganglien im Dienste der Retractoren stehen, kann keinem Zweifel unterliegen, und wenn wir bedenken, dass letztere weitaus die voluminösesten aller Stilettmuskeln darstellen, und dass das Zurückziehen der Stilette überdies zu den entscheidendsten Lebensacten des Thieres gehört oder gehörte, so erscheint auch die bedeutende Entwicklung speciell dieser Ganglien weniger auffällig. Sodann kommen Ein Paar nierenförmiger, im Bereiche der Stilett-Scheerenschliesser gelegener Zellklumpen in Betracht (Taf. 3 Fig. 14 und 15 *StSchSGn*), von welchen ich, wie oben p. 45 schon hervorgehoben wurde, für wahrscheinlich halte, dass sie die Ganglien dieser Schliesser darstellen.

Hiermit ist aber das, was ich bestimmt als Theile eines Schlundnervensystems zu erkennen vermochte, noch nicht erschöpft. Präparirt man nämlich den Pharynx mit den Schlunddrüsen und dem vordersten Abschnitte des Mitteldarmes heraus (was bei einiger Übung



leicht gelingt), so findet man diese Organe von zahlreichen, feinen Nervenfäden besetzt, welche stellenweise in Folge der starken Contraction der von ihnen innervirten Theile einen welligen Verlauf aufweisen. Auf Grund zahlreicher Einzelbeobachtungen und Skizzen habe ich nebenstehende Figur entworfen. Man sieht, dass diese Nerven auf der Grenzlinie der beiden

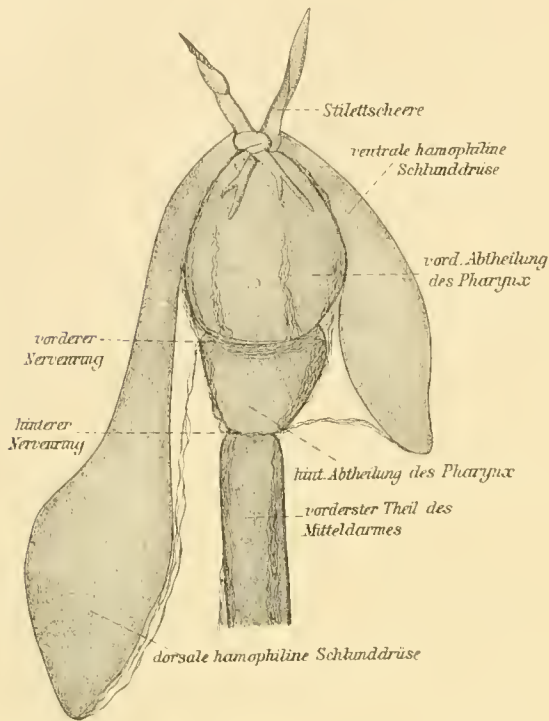


Fig. 21. Peripharyngealer Theil des Schlundnervensystems nach lebenden Thieren.

Pharynxabschnitte einen ansehnlichen Ring bilden. Von diesem Ringe ziehen mehrere Fibrillenbündel rostrad dem vorderen, die Stilette enthaltenden Pharynxabschnitte entlang und ebenso mehrere caudad entlang dem hinteren und weiter endlich entlang dem Anfange des Mitteldarmes. Zwischen Pharynx und Mitteldarm ist ein 2., aber aus viel weniger Fibrillen bestehender Ring vorhanden, von welchem jederseits 2 Fibrillen abgehen, welche die ventralen, hämophilen Schlunddrüsen innerviren, wogegen die grösseren dorsalen Schlunddrüsen vom vorderen Ringe aus innervirt werden. Wo dieses peripharyngeale System mit dem centralen in Zusammenhang tritt, und wie es in den von ihm umspinnenen Organen endigt, ob es insbesondere mit den im Vorhergehenden beschriebenen Ganglien verbunden ist, darüber vermag ich keine Angaben zu machen, indem meine darauf gerichteten Untersuchungen zu keinem Resultate führten. Aber auch auf Grund dieser nothgedrungen unvollständigen Darstellung fällt sofort

die grosse Ähnlichkeit auf, welche zwischen diesem peripharyngealen Theil des Schlundnervensystems von *Ich.* und demjenigen herrscht, das wir hauptsächlich durch MALAQUIN (93, p. 134—139) von Syllideen, also von jener Familie, die auch sonst *Ich.* am nächsten steht, kennen gelernt haben. Auch hier 1 oder 2 Nervenringe um den Schlund, von welchen aus zahlreiche Fibrillen rostrad und caudad ziehen. In ersterer Richtung konnte MALAQUIN die Fibrillen bis zum Gehirne, zu dem von ihm sogenannten stomato-gastrischen Centrum verfolgen, so dass wohl eine ähnliche Verbindung der betreffenden Nerven mit dem Gehirne bei *Ich.* angenommen werden kann.

### e. Allgemeine Bemerkungen.

In Anbetracht, dass das vornehmste Innervationsgebiet des Gehirnes, nämlich das Prostomium, bei *Ich.*, in Folge der eigenthümlichen parasitischen Lebensweise, seiner vielerlei

Anhänge und Sinnesorgane verlustig gegangen ist, oder doch nur noch unansehnliche Rudimente solcher aufweist, muss es in hohem Grade auffallen, dass eben dieses Gehirn noch eine so hohe Stufe der Organisation bewahrt hat. Zur Illustration dieses Verhältnisses vergleiche man mit meinen Abbildungen diejenigen einer mit normalen Kopfanhängen ausgerüsteten Form, wie z. B. der schon citirten *Nereis virens* (HAMAKER 98, Taf. 1 Fig. 1): trotz den vielen abgehenden Nerven keine Spur der ursprünglich vorhandenen Ganglien, wie sie bei *Ich.* noch in Form der Lappen so deutlich erhalten sind, und überdies das Organ von auffallend geringem Volum! Wir sehen hieraus, wie ein Centralorgan noch lange eine bedeutende Organisationshöhe behalten kann, nachdem seine peripherischen, ursprünglich für seine Ausbildung doch wohl in erster Linie maassgebenden Receptionsorgane schon einem entschieden degenerirten Zustand anheimgefallen sind. In Einem Charakter jedoch scheinen die Folgen der parasitären Lebensweise auch an diesem Gehirne sich geltend gemacht zu haben, nämlich in seiner so ausgeprägten Asymmetrie.

In nicht minder hohem Grade erwies sich das Subösophagealganglion asymmetrisch, von welchem weiter hervorgehoben zu werden verdient, dass es nicht wie die folgenden Ganglien der Bauchkette nur 1, sondern 2 Segmente, nämlich das 1. und das 2. innervirt.

Am Bauchstrange trat als bemerkenswerthestes Merkmal die als Strickleiter-Nervensystem bekannte Anordnung hervor. Bemerkenswerth, wenn man bedenkt, dass diese Anordnung zwar sehr gewöhnlich ist im Kreise der Serpuliden, Terebelliden etc., dagegen total unbekannt bei denjenigen Anneliden, welche wir als die wahrscheinlichen nächsten Verwandten von *Ich.* zu betrachten haben. Indessen, die vergleichende Anatomie sowohl als auch die Entwicklungsgeschichte lehren, dass, wie sehr auch die fertigen Bildungen contrastiren mögen, es doch eine im Grunde ziemlich irrelevante Sache ist, ob ein Strickleiter-Nervensystem zu Stande kommt, oder nicht. So hat schon QUATREFAGES (65, p. 78) auf den wenn auch geringen Abstand der Stränge bei gewissen erranten Arten wie *Aonia* und *Malacoceros* sowie andererseits auf das Factum, das bei *Terebella* zwar im Abdomen, nicht aber im Thorax die Trennung der Stränge durchgeführt ist, hingewiesen. E. MEYER sodann hat gezeigt (88, p. 569), dass die Strickleiter-Anordnung bei den Serpuliden nicht etwa direct aus der ähnlichen Anordnung beim Embryo hervorgeht, sondern dass auch hier die Anlagen der beiden Bauchmarkshälften zunächst der Medianlinie sich nähern, um erst in einer späteren Entwicklungsperiode wieder auseinander zu rücken. Und *Ich.* selbst verhält sich ja ähnlich, indem nur in den voll entwickelten vorderen und mittleren Segmenten von einem Strickleiter-System überhaupt die Rede sein kann, in den hinteren, unentwickelten dagegen die Stränge in dem Maasse, als man sich dem Pygidium nähert, zusammenrücken.

Als weiteres bemerkenswerthes Verhältniss des Bauchstranges ist hervorzuheben, dass in jedem (ausgebildeten) Segmente nicht, wie in der Regel, 1, sondern 2 Paar Ganglien, vorkommen. Ich habe in meiner Monographie der Capitelliden (87, p. 465) die mir damals bekannten Fälle, wo in 1 Segmente mehr als 1 Ganglienpaar oder mehr als 1 Ganglion, im

Falle es sich um solche handelt, wo eine mediane Verschmelzung eingetreten) vorhanden ist, zusammengestellt, und schon aus dieser Zusammenstellung (*Amphitrite*, *Pectinaria*, *Hermella*, *Oligognathus*, Serpuliden, *Phreoryctes*), welche sehr weit voneinander abstehende Genera umfasst, geht hervor, dass es sich dabei um keinerlei typisches Verhalten handeln könne. Dagegen sprechen auch die Thatsachen der Entwicklungsgeschichte. E. MEYER (88, p. 568) hat gezeigt, dass bei dem im erwachsenen Zustande mit 2 Ganglienpaaren ausgerüsteten *Psygmorebranchus* embryonal und larval in jedem Segmente zunächst nur 1 Paar solcher vorkommen, und ich konnte auch für *Ich.* feststellen, dass in der präpygidialen Wachstumszone zunächst nur Hauptganglien vom gemeinsamen Bauchstreifen abgespalten werden. Erst im sechstletzten Segmente, wo die Hauptganglien schon ziemlich ausgebildet sind, treten die Anlagen der Nebenganglien in Form eines Zellenpaares auf; im siebentletzten bestehen diese Anlagen aus 4, im achtletzten aus 6 Zellen und so weiter (Taf. 8 Fig. 21 A und 21 B, BG und NG). Aus alledem geht hervor, dass das Vorkommen einer Mehrzahl von Ganglien oder Ganglienpaaren in ein und demselben Segment in morphologischem Sinne von geringer Bedeutung ist. Was nun aber dieses Vorkommen bei *Ich.* besonders auszeichnet, indem es, soweit als ich sehen kann, noch bei keiner anderen Annelide zur Beobachtung gelangt ist, besteht darin, dass die accessorischen Ganglien nicht serial hinter den Hauptganglien, sondern, ohne direct an den Connectiven betheilt zu sein, caudo-medial von ihnen, hart an der median-ventralen Längsmuskulatur liegen. Wir haben gesehen, dass die Nebenganglien von demselben 3. Seitennerven, welcher den sensorischen Theil des Hauptganglions versorgt, Markfasern erhalten, und schlossen daraus, dass es die Aufgabe dieser Nebenganglien ist, der median-ventralen Längsmuskulatur die motorischen Äste direct zuzuführen, was ja durch die die übrige Muskulatur versorgenden motorischen Nerven des Hauptganglions nur auf Umwegen geschehen könnte, dass also die Entstehung der aberranten Lagerung der Nebenganglien lediglich durch die topographischen Verhältnisse der Muskulatur hervorgerufen wurde.

In Folge der grossen Durchsichtigkeit seiner Körperwandungen, insbesondere aber dank der flächenhaften Anordnung seiner Muskulatur gelangen am Nervensysteme von *Ich.* einige Feststellungen, welche von allgemeinem Interesse sind. Zunächst die Thatsache, dass es möglich war, schon am lebenden Thiere im hinteren Seitennerven den continuirlichen Verlauf receptorischer Markfasern von ihren freien Endigungen im Ventralcirrus aus bis in den sensorischen Abschnitt der Ganglien hinein zu verfolgen, und ebenso (an entsprechenden Präparaten) im mittleren Seitennerven den Verlauf motorischer, aus dem Neuropil der Ganglien entspringender Fibrillen lediglich in das Podium hinein. Weder eine derartig klar zum Ausdruck kommende Continuität zwischen Receptions- und Actionsorgan, noch eine so scharfe Scheidung receptorischer und effectorischer Nerven hat sich meines Wissens bisher nachweisen lassen. In Bezug auf letzteren Punkt constatirte denn auch BETHE in seiner Allgemeinen Anatomie und Physiologie des Nervensystems (03, p. 25): »Eine anatomische Trennung sensibler und motorischer Nervenfasern am Austritt aus dem Centralnervensystem, wie bei den Wirbelthieren, existiert bei den Evertebraten nirgends.«



Ferner scheint mir das Verhalten der Tango-Receptoren von *Ich.* (vergl. auch Abschnitt Sinnesorgane p. 126) für die Genese der sogenannten freien Nervenendigungen instructiv. Solche Tango-Receptoren stellen sich, wie wir an den Endorganen des Ventralcirrus gesehen haben, lediglich als keulenförmige, innerhalb des Cirrus gelegene Anschwellungen je Einer sensorischen Markfaser dar, und wenn man an dieser Auslegung des Thatbestandes noch irgend welchen Zweifel hegen könnte, so wird er dadurch zerstreut, dass ganz ähnliche sub-integumentale Tangoreceptoren (die sogenannten, wahrscheinlich den Umdrehreflex auslösenden Ventralorgane) büschelförmig in jedem Segment ventral direct aus den Ganglien im Bereiche ihrer sensorischen Stelle entspringen und sich dabei lediglich als distale Abschnitte zugehöriger sensorischer Markfasern manifestiren.

Endlich sei noch als eine das ganze Nervensystem von *Ich.* betreffende Eigenthümlichkeit die überaus geringe Entwicklung des Neurilemmas sowie der Neuroglia hervorgehoben. So gering ist dieselbe, dass ich, abgesehen von den sehr dünnen, die Centralorgane gegen das Cölom hin abgrenzenden Membranen, sowie Einer grossen sternförmigen Zelle in jedem Hauptganglion, überhaupt keinerlei bindegewebige Elemente nachzuweisen vermochte.

Wenn wir nun zum Schlusse die Frage aufwerfen, zu welchen anderen Polychäten *Ich.* auf Grund der Organisation seines Nervensystems Beziehungen erkennen lässt, so kann die Antwort nichts weniger als befriedigend lauten. Höchstens durch den zuletzt hervorgehobenen Charakter, durch die auffallend geringe Entwicklung der Bindesubstanz, könnten wir an die Syllideen erinnert werden, von welchen MALAQUIN (93, p. 141) sagt:

»Le système nerveux des Syllidiens présente encore un caractère très général, c'est que les masses nerveuses centrales, pas plus que les nerfs, ne présentent de membrane propre. Il existe bien, sur la face dorsale de la chaîne nerveuse une membrane, mais on ne saurait la considérer comme un névrilemme. C'est une portion de l'épithélium péritonéal qui tapisse la cavité générale en ce point comme cela existe partout ailleurs.«

Aber solch' vorwiegend histologischem Charakter darf man doch kaum eine morphologische Bedeutung zuerkennen, indem vergleichende Untersuchungen wohl den Nachweis liefern dürften, dass auch noch andere Anneliden sich in Bezug auf das Neurilemma ähnlich verhalten. Und so bleibt uns nur übrig zu constatiren, dass *Ich.*, was sein Nervensystem betrifft, zu keiner der bestehenden Anneliden-Familien nahe Beziehungen aufweist, dass also sein Nervensystem wie das der Anneliden überhaupt von geringem systematischem und morphologischem Werthe ist, ein Schluss, dem ich schon früher (86, p. 466) folgenden Ausdruck verliehen habe:

»Nach alledem bietet die Topographie des Bauchstranges ebenso variable Verhältnisse dar wie das Gehirn. Der geringe systematische Werth des Anneliden-Nervensystemes musste natürlich Jedem, der sich mit vergleichenden Studien desselben beschäftigte, auffallen; es haben sich denn auch CLAPARÈDE und SEMPER schon sehr bestimmt darüber ausgesprochen. Wenn ich hier noch einmal darauf zurückkam, so geschah es einmal in Anbetracht der Verschiedenheit der speciell von mir in's Auge gefassten Gesichtspunkte und sodann auch im Hinblick darauf, dass trotz solchen längst gemachten Erfahrungen doch immer wieder auf Grund einzelner Organsysteme phylogenetische Beziehungen klarzustellen versucht werden etc.«

## 10. Sinnesorgane (Receptoren).

Entsprechend seiner parasitischen Lebensweise bieten die Receptoren von *Ich.*, insbesondere diejenigen der Kopfregion eine sehr tiefe Stufe der Ausbildung dar. Die in dieser Region bei den nächsten Verwandten so zahlreiche und hoch entwickelten Antennen und Palpen verharren, wie oben p. 4 gezeigt wurde, in ganz unausgebildetem Zustande, und von den Seh- und Wimperorganen erheben sich erstere nicht über das, was man früher als Pigmentfleck bezeichnet hat, und letztere erweisen sich in ihrer Entwicklung als so zurückgeblieben, dass die Möglichkeit ihres Functionirens sehr fraglich erscheint. Besser erhalten oder besser ausgebildet erweisen sich die Receptoren des Stammes, also diejenigen der verschiedenen Cirren, entsprechend der Organisationshöhe der Podien.

### a. Sehorgane (Photoreceptoren).

Die Sehorgane von *Ich.* (Taf. 7 Fig. 1 und Taf. 8 Fig. 3 *SO*) haben ihre Lage, ganz dem Integument entrückt, in den hinteren seitlichen Lappen des Gehirns, und zwar mehr der dorsalen als der ventralen Fläche dieses Lappens genähert. Sie haben eine elliptische Form und eine sehr geringe Grösse. Es misst nämlich die lange, rostro-caudad gerichtete Achse ca. 12 und die kurze medio-laterad gerichtete ca. 10  $\mu$ , also noch nicht einmal das Doppelte einer menschlichen Blutscheibe. Schon diese ihre geringe Grösse wäre genügend, das Studium der Structur zu erschweren; hierzu kommt nun aber noch, dass durch die üblichen Conservirmethoden das Pigment zerstört und so die Auffindung der winzigen Organe in den Schnittserien unmöglich gemacht wird. Die nachfolgenden Angaben beruhen denn auch lediglich auf dem Studium des frischen, mit dem Gehirnlappen frei gelegten Organs sowie auf dem von Formol-Glycerin-Präparaten in toto. Das Organ lässt ohne Weiteres die zwei wesentlichen es constituirenden Theile erkennen, nämlich einen proximalen, orange-farbenen Pigmentbecher und einen distalen, hellen von diesem Becher umfassten Körper, welcher in Folge seiner starken Lichtbrechung sich scharf von den matten ihn umgebenden Ganglienzellen des Gehirnlappens abhebt (Taf. 8 Fig. 3 *SO* und *GZ*). Auf Grund der früheren Beurtheilung solcher Sehorgane würde man diesen distalen Theil ohne Weiteres als lichtbrechenden Körper oder Linse angesehen haben; seitdem aber insbesondere HESSE gezeigt hat, dass so viele jener angeblichen Linsen in Wirklichkeit die Sehzellen, oder mit BEER (01, p. 6) die Photirzellen repräsentiren, lässt es sich auf Grund des optischen Verhaltens allein nicht mehr entscheiden, ob wir einen brechenden Körper oder eine Photirzelle vor uns haben. Das Vorhandensein eines Kernes, eines Stiftchensaums, eines Nervenfortsatzes würde zu Gunsten der letzteren

Alternative entscheiden und das Sehorgan von *Ich.* würde dann nach HESSE (99, p. 478) ein Becherocell oder nach desselben Autors späterer Eintheilung (02, p. 620) ein subepitheliales Ocell repräsentiren. Weder gelang es mir aber einen Stiftchensaum, noch einen Nervenfortsatz zu entdecken, welche negative Befunde aber sehr wohl durch die Kleinheit des Gebildes sowie durch seine Lage inmitten der Ganglienzellen des Gehirnlappens bedingt sein könnten. Um mich über das Vorhandensein eines Kernes zu vergewissern habe ich Essigsäure angewandt; daraufhin treten nun aber in allen Ganglienzellen des Gehirnlappens, also sowohl über als auch unter dem Sehorgan scharf die Kerne hervor, so dass es nicht leicht ist zu unterscheiden, ob Ein solcher Kern etwa der fraglichen Photirzelle angehört, oder nicht. Nachdem also der Nachweis einer Photirzelle nicht gelungen ist, bleibt die andere Möglichkeit zu erwägen, nämlich die, dass wir es mit einem brechenden Körper zu thun haben, und dass in Folge dessen die percipirenden Elemente proximal von diesem, zwischen und hinter dem Pigment, ihre Lage haben, so etwa, wie bei jenen Polychätenaugen, welche HESSE (99, p. 449) als Blasenaugen bezeichnet hat. Diese Sehorgane mit stäbchentragenden epithelialen Sehzellen kommen durch Abschnürung des eingesenkten Epithels zu Stande, so daß bei nicht ganz vollständiger Abschnürung ein Kanal bestehen bleiben kann, in welchen die begrenzenden Epithelzellen eine cuticulare Masse, einen Pfropf, abscheiden, der einerseits mit der Cuticula und andererseits mit dem lichtbrechenden Körper zusammenhängt. So bei *Eunice*, *Phyllodoce* und bei *Syllis*. Stäbchenartige Bildungen, resp. Sinneszellen im Bereiche des Pigmentmantels zu unterscheiden ist mir zwar nicht gelungen, was bei der Winzigkeit unseres Objects auch nicht auffallen wird; dagegen habe ich zwei andere Beobachtungen machen können, welche dafür sprechen, dass die Sehorgane von *Ich.* in der That in die Kategorie der Blasenaugen gehören. Zum Ersten sind mir mehrere Mal Thiere begegnet, bei welchen von dem fraglichen brechenden Körper ein langer, schmaler, homogener Fortsatz in distaler Richtung abging, ein Fortsatz, der dem ursprünglichen Einstülpungscanal entsprechen dürfte, und zum Zweiten liessen sich in vielen Fällen hinter dem Pigmentmantel Andeutungen einer Membran erkennen, in der wohl die Begrenzung der ursprünglichen Blaseneinstülpung zu suchen ist. Weiter lässt sich dafür, dass wir es mit Blasenaugen zu thun haben, geltend machen, dass für die Sehorgane der nächsten Verwandten von *Ich.*, für die Syllideen, dieser Augentypus charakteristisch zu sein scheint. Nicht nur hat HESSE, wie schon oben erwähnt, *Syllis* mit als Repräsentanten des von ihm benannten Typus dargestellt, sondern es hat auch MALAQUIN (93, p. 146—169) früher schon von mehreren zu dieser Familie gehörigen Gattungen die Sehorgane in im Ganzen übereinstimmender Weise beschrieben. Und, was im Hinblick auf unseren Fall von besonderem Interesse, MALAQUIN hat gefunden, dass in derselben Familie sehr weitgehende Differenzen im Ausbildungsgrade sich geltend machen.

»De tous les Syllidiens« — sagt er 93, p. 157 — »ceux, qui appartiennent à la tribu des Syllidés présentent les yeux les moins développés. Sur le vivant, l'œil apparaît comme une tache arrondie fortement pigmentée. On n'y distingue que difficilement un corps réfringent (Pl. 7 Fig. 16 b) qui est presque entièrement englobé dans le pigment rétinien. Jamais on n'y observe, chez les individus souches, une lentille débordant du pigment et faisant saillie sous la cuticule.«



Diese Beschreibung, sowie die citirte Abbildung (von *Syllis variegata* Grube), stimmt in so hohem Maasse mit dem Verhalten des Sehorgans von *Ich.* überein, dass etwaige Bedenken gegen die Auffassung des letzteren als eines rudimentären oder reliquiären\*) Blasen-anges bedeutend an Gewicht verlieren. Was endlich das Hinabrücken der Blase bis in das Gehirn hinein betrifft, so ist zwar kein anderer derartiger extremer Fall, so weit ich sehe, in der Litteratur für Syllideen beschrieben; aber in der Regel liegen auch sonst in dieser Familie die Sehorgane dem Gehirne dicht an, so dass dieser topographischen Differenz wohl kaum viel Bedeutung zukommt. — Als abnormer Vorkommnisse sei endlich noch erwähnt, dass ich bei mehreren Thieren auf einer Seite zwei hintereinander liegende Sehorgane und bei anderen umgekehrt das Organ der einen Seite überaus reducirt antraf. Der letztere Fall, wo nur wenige Pigmentkörner den kaum wahrnehmbaren brechenden Körper umgaben, spricht für die Tendenz der Rückbildung. Den ersteren Fall war ich zunächst geneigt, als derartige Manifestation der Syllideen-Abstammung anzusehen, dass in dem überschüssigen Auge das typische 2. Syllideenauge recapitulirt wird; aber durch MALAQUIN (93, p. 157) wurde gerade bei der oben citirten *Syllis variegata* ebenfalls eine Verdoppelung der Sehorgane beschrieben, so dass man höchstens an die Vererbung solcher Tendenz denken könnte.

Was nun noch schliesslich die Frage betrifft, ob das so unvollkommene Sehorgan von *Ich.* ein mangelhaft entwickeltes (rudimentäres) oder aber ein rückgebildetes (reliquiäres) Organ darstellt, so scheint mir Alles zu Gunsten der letzteren Alternative zu sprechen.

## b. Die Wimperorgane (Stibo-Receptoren).

Am rostralen Körperende, der Bauchfläche genähert, radial von den ventralen hämophilinen Schlunddrüsen und Saugnapfretractoren, liegt jederseits ein kleines, keulenförmiges, 40—50  $\mu$  langes und an seiner Basis 12  $\mu$  breites Organ (Taf. 8 Fig. 2 und 4 *WO*), welches distal mit der Körperwand verwachsen ist. Eine weitere Verbindung mit dieser Wand wird durch einen Muskel hergestellt, welcher sich im distalen Bereiche des fraglichen Organs inserirt. Zusammengesetzt wird es von einer Anzahl relativ grosser keulenförmiger Zellen, die ein feinkörniges Plasma und rundliche Kerne enthalten. Weder ein Lumen noch eine Mündung nach aussen ist zu erkennen. Die Frage, welcherlei Organe hier vorliegen, hat sich mir schliesslich dahin beantwortet, dass wir es mit unvollkommen ausgebildeten Receptoren, und zwar mit solchen, welche von den Autoren unter so verschiedenen Namen wie Nackenwülste, Räderorgane, Seitenorgane und Wimperorgane etc. beschrieben worden sind, zu thun haben. Diese Receptoren sind gerade bei den nächsten Verwandten von *Ich.*, den Syllideen, sehr verbreitet, und zwar in sehr verschiedenartiger und verschiedengradiger Ausbildung. Bald handelt es sich

---

\*) Über die Bedeutung dieser Termini vergl. oben p. 5.

nämlich um blosse Hautgruben, bald um ein- und ausstülpbare Wimpertaschen mit vielfachen Übergängen zwischen diesen Extremen (vergl. MALAQUIN 93, p. 176—186). Ich halte, wie erwähnt, die Organe bei *Ich.* ähnlich wie seine Antennen (vergl. oben p. 4—6) für unvollkommen ausgebildet, also für rudimentär. Was von der Entwicklungsgeschichte der Wimperorgane bekannt ist (es handelt sich um Angaben KLEINENBERG's über *Lopadorhynchus* 86, p. 61, 63 u. 70 und meine über *Capitella* 98, p. 167—169), stimmt mit dieser Auffassung gut überein; denn beiden Autoren zufolge entstehen sie als Ectodermeinstülpungen, welche die Form ausstülpbarer Säckchen annehmen und mit einem Muskel sowie Nerv resp. Ganglion versorgt werden. Auffallend ist nur die ventral-distale Lage der Organe bei unserem Parasiten, da sie doch sonst in der Regel dorsal und im Bereiche der hinteren Grenze des Prostomiums gelegen sind. In dieser Hinsicht ist aber, was zunächst die distale Verschiebung betrifft, zu berücksichtigen, dass, wie oben angeführt wurde, das vorgestreckte Körperende von *Ich.* beim Vergleiche mit anderen Anneliden so, wie bei der Saugnapfbildung, eingestülpt zu denken ist, worauf dann auch die Wimperorgane ihre typische Lage, wenigstens in Bezug auf die Principalachse erhalten, und was die ventrale Verlagerung betrifft, so könnte sie darauf beruhen, dass das Organ hier auf einer unausgebildeten Stufe verharret. CLAPARÈDE (63, p. 43) hat zwar auch von einer ausgebildeten Syllidee, nämlich von *Exogone Kefersteinii* an der Bauchseite des Mundsegments gelegene Wimperorgane in Form flimmernder Gruben beschrieben; da aber dieser Fall ganz vereinzelt dasteht, so möchte ich ihn nicht nur nicht zur Erklärung des ähnlich aberranten Verhaltens von *Ich.* benutzen, sondern im Gegentheil ihn umgekehrt, ähnlich wie bei *Ich.*, als auf unvollkommener Ausbildung beruhend ansehen.

Mich eingehend über die Morphologie und Physiologie dieser Organe auszulassen kann ich mir versagen, weil ich das schon in einer früheren Arbeit (87, p. 496—501 und 703 bis 705), angeregt durch den sehr hohen Entwicklungsgrad, den sie in der dort bearbeiteten Gruppe erreichen, bereits gethan habe, und überdies seitdem derselbe Gegenstand durch RACOVITZA (96, p. 246) eine sehr ausführliche Bearbeitung erfahren hat. Die auch von mir vertretene Ansicht, dass die Wimperorgane Riechorgane oder nach der objectivirenden Nomenclatur BEER's, BEIHE's und v. ÜXKÜLL's (99, p. 250) besser Chemoreceptoren, und zwar speciell Stibo-Receptoren darstellen, scheint sich einzubürgern. Um so auffallender muss es erscheinen, wenn MALAQUIN (93, p. 185) sein Kapitel über die Wimperorgane der Syllideen damit beschliesst, dass er die von LANG auch in seinem Lehrbuche der vergleichenden Anatomie adoptirte Ansicht, dass wir es mit Riechorganen zu thun haben, einer scharfen Kritik unterzieht.

»Rien ne vient à l'appui de cette opinion« meint MALAQUIN, »si ce n'est une déduction tirée de ce que cet organe n'est pas organisé pour la vision, l'audition, le toucher, et que son éloignement de l'orifice buccal n'en peut pas faire non plus un organe de goût. Cependant comme le fait remarquer justement JOURDAN, il n'est pas impossible qu'il existe chez les invertébrés aquatiques des sens spéciaux dont les analogues n'existent pas chez nous. Je pense que c'est surtout dans cette voie qu'il sera possible d'arriver à des résultats plus positifs. Il doit exister, entre autres chez les animaux vivant dans un milieu liquide une sensibilité spéciale leur permettant de percevoir le mouvement vibratoire occasionné par le déplacement rapide d'autres animaux. C'est ainsi par exemple qu'un Syllidien perçoit le mouvement d'une aiguille dont on agite la pointe dans l'eau sans que pour cela la pointe ait été approchée et ait touché ses appendices.

L'organe de la nuque ne serait il pas chargé de percevoir les ondes liquides produites par un mouvement étranger?« etc.

Gerade das von MALAQUIN so gering geschätzte Verfahren »per exclusionem« hätte ihn davor bewahren können, in den Wimperorganen Rezeptoren von Wasserwellen, also Kymorezeptoren (vergl. wegen dieses Terminus unten p. 128) zu suchen, da ja eine grosse Anzahl von Anneliden mit Organen, die hierfür so viel geeigneter erscheinen, schon ausgerüstet sind. MALAQUIN scheint die ganze Litteratur über die Seitenorgane unbekannt geblieben zu sein, obwohl doch letztere auch in LANG's Lehrbuch gebührende Erwähnung gefunden haben. Aber selbst da, wo die typischen Seitenorgane fehlen, wie bei den Syllideen, sind denn da nicht in jedem Cirrus steife Sinneshaare vorhanden, welche zur Perception von Wasserwellen geeigneter erscheinen als die mit Wimperhaaren besetzten, ein- und ausstülpbaren und in den höchsten Stufen ihrer Ausbildung schleimhaut-ähnlichen Wimperorgane? Eine ganz ähnliche Kritik haben übrigens MALAQUIN's Ansichten schon durch RACOVITZA (96, p. 256) erfahren, und, wenn ich hier überhaupt nochmals darauf einging, so geschah es lediglich aus dem Grunde, weil sich MALAQUIN in seiner Argumentation hauptsächlich auf die Syllideen, also auf die nächsten Verwandten von *Ich.* stützt.

Wenn wir schliesslich noch die Frage aufwerfen, warum die Wimperorgane bei *Ich.*, anstatt zu voller Ausbildung zu gelangen, auf einem rudimentären Stadium verharren, so kann die Antwort hier nicht anders als in Bezug auf die ähnlich in ihrer Ausbildung gehemmten Antennen und Palpen lauten: es ist dafür die Lebensweise entscheidend, insbesondere die Thatsache, dass die Kopfgregion unseres Parasiten andauernd in der Haut seines Wirthes eingebohrt liegt, und zwar eines Wirthes mit unerschöpflichem Nahrungsreservoir. Bedenkt man ferner, auf einem wie frühen Stadium *Ich.* schon die definitive Organisation erreicht (ich fand nur  $\frac{1}{2}$  mm lange und nur 6 Segmente zählende Juvenes schon in der Haut der Aale eingebohrt), so kann die aufgeworfene Frage mit der Gegenfrage beantwortet werden: wozu dienten auch einem solchen Geschöpfe Stibo-Rezeptoren, da es ja schon von frühester Jugend ab im Überflusse schwimmt und daher weder Nahrung zu suchen noch zu wittern braucht?

### c. Die Rezeptoren der Antennen, Cirren und der segmentalen Ventralorgane (Tango- und Kymorezeptoren).

Es kommen hier in Betracht: die Anhänge der Kopfgregion, nämlich die medianen Antennen und Fühlercirren, ferner die Anhänge der Podien, also die Stylode der Parapodien und der Dorsalcirren, sowie endlich die freien Nervenendigungen der Ventralcirren und der segmentalen Ventralorgane.

**Die medianen Antennen** werden, wie oben p. 4 geschildert wurde, im Gegensatze



zu den zeitlebens auf embryonaler Stufe verharrenden seitlichen Antennen und Palpen, noch so weit ausgebildet, dass sie stummelförmig aus der Grube, in der sie gewöhnlich gemeinsam eingesenkt liegen, vorgestreckt werden können (Taf. 7 Fig. 1 und 2 *Am*). Bei dieser Gelegenheit kann man sich auch (am frischen Objecte) davon überzeugen, dass jede Antenne am distalen Ende mit 2 steifen, ca. 4  $\mu$  langen Sinneshaaren besetzt ist, woraus hervorgeht, dass die Organe ihre Receptionsfähigkeit noch nicht ganz eingebüsst haben, oder (wenn wir es mit rudimentären und nicht mit reliquiären Organen zu thun haben) richtiger, dass diese Organe ihre Receptionsfähigkeit noch bis zu einem gewissen Grade zur Ausbildung bringen. Dafür spricht auch ihre Innervation von Seiten des Gehirnes (Taf. 7 Fig. 2 *Nr*).

Die beiden **Fühlercirren**-Paare des 1. podienlosen Segments (Taf. 1 Fig. 6 *A* und Taf. 7 Fig. 1 *FC*), welche, wenn das Thier sein Vorderende zum Behufe der Saugnapfbildung eingezogen hat, rostral in den Bereich dieses Saugnapfes zu liegen kommen, haben, wie oben p. 6 beschrieben wurde, im Gegensatze zu den segmentalen Dorsalcirren nur sehr kurze Basen, so dass der Haupttheil des Organs durch den Anhang oder das Stylod repräsentirt wird. Diese Stylode sind an ihren Spitzen mit 10—12 concentrisch gestellten, 4—8  $\mu$  langen Sinneshaaren besetzt, und ein weiterer Kreis solcher Haare steht etwas tiefer, ungefähr auf der Grenze des 2. und letzten Drittels der Organe eingepflanzt. In ihrem engen Lumen verlaufen Nervenfasern, welche distal ebenso spindel- und keulenförmig anschwellen wie die der gleich zu beschreibenden Dorsalcirren, wo sie deutlicher ausgebildet sind. Dass jeder dorsale und jeder ventrale Fühlercirrusnerv ein besonderes Ganglion hat, dass von diesen Ganglien aus der Nerv des dorsalen Organs zum Gehirn, der des ventralen dagegen zum Subösophagealganglion weiter zieht, dass ausserdem die beiden Ganglien unter sich durch einen Nervenstrang verbunden sind, all das wurde oben p. 105 in dem das Nervensystem behandelnden Abschnitt dargelegt. Auch wurde dort schon darauf hingewiesen, dass dieser Gegensatz der Innervation für die Orientirung (Rücken-Bauchlage) von Bedeutung sein könnte. Die Fühlercirren werden von lebensfrischen Thieren ähnlich wie die Stylode der podialen Dorsalcirren und der Parapode häufig hin und her bewegt.

In den **Dorsalcirren** der Podien (Taf. 1 Fig. 6 *DC*) verlaufen 2 oder 3 kräftige, zu dem receptorischen Theile des podialen Nervensystems (vergl. oben p. 97 und 111) gehörige Nerven (Taf. 5 Fig. 12 und Textfigur 20, p. 96), welchen mehrere Ganglien, die sogenannten dorsalen Podganglien, ansitzen. Distal ziehen diese Nerven continuirlich aus der Basis des Cirrus in seinen mit starren Sinneshaaren besetzten Anhang, das Stylod, und hier enden sie ebenso wie bei den Fühlercirren in Form spindelförmiger oder keulenförmiger Anschwellungen (Taf. 5 Fig. 12 *Rr* und Taf. 8 Fig. 5). Was stellen nun diese Anschwellungen dar? Haben wir Repräsentanten jener bei den Wirbellosen so verbreiteten spindelförmigen Sinneszellen, welche proximal in eine Nervenfibrille und distal in ein Sinneshaar auslaufen, also die gewöhnliche Form der diffusen Receptionszelle vor uns, oder aber ähnliche Nervenendigungen, wie sich solche unzweideutig in den der Sinneshaare entbehrenden Ventralcirren und segmentalen Ventralorganen (vergl. p. 126 und p. 127) als »freie Nervenendigungen« mani-

festiren? Nie ist es mir gelungen, in den Receptoren der Dorsalcirren etc. einen Kern nachzuweisen; überdies bieten die Anschwellungen, besonders im frischen Zustande, dasselbe Ansehen dar, wie die Nerven, in die sie ja auch ganz continuirlich übergehen. Da ich über das Verhältniss dieser Endigungen zum Integument des Stylods, resp. zu den Sinneshaaren in Folge der ausserordentlichen Kleinheit der betreffenden Elemente nicht ins Klare gekommen bin, so lässt sich diese Frage vorläufig nicht entscheiden. Auch das Stylod des Dorsalcirrus wird vom lebensfrischen Thiere häufig hin und her bewegt.

Vollkommen übereinstimmend mit dem Verhalten der Stylode der Fühlercirren und des Dorsalcirrus erweist sich das **Stylod des Parapodiums** (vergl. oben p. 76 und Taf. 5 Fig. 12 *PdSd* und Textfigur 20 p. 96). Auch hier die starren Sinneshaare und die spindel- oder keulenförmigen, continuirlich in die Nerven des lateralen Parapodganglions übergehenden Anschwellungen (Taf. 8 Fig. 7), für welche daher auch alles gilt, was im Vorhergehenden über sie gesagt wurde. Das Stylod des Parapods wird besonders lebhaft hin und her bewegt, und bei ihm ist es mir auch gelungen, den diese Bewegung vermittelnden Muskel (Taf. 5 Fig. 12 *SdM*) nachzuweisen. Es ist ein relativ sehr kräftiger Strang, welcher dorso-caudal aus den Parapodwandungen entspringt und sich dorsal an der Basis des Stylods inserirt.

Auffallende Abweichungen von den im Vorhergehenden betrachteten Körperanhängen bieten die podialen **Ventralcirren** (Taf. 1 Fig. 8 und 9, Taf. 5 Fig. 6 und 7, Taf. 8 Fig. 17 *VC*) dar. Schon da, wo sie zur Beschreibung gelangten (s. oben p. 94), wurde hervorgehoben, dass sie zwar in eine durch einen Knick vom proximalen Theil abgegrenzte Spitze auslaufen, dass aber diese Spitze nicht wie bei den Dorsalcirren, Fühlercirren etc. ringsum eingeengt und so vom basalen Theil (abgesehen von einem engen, für die Nervenendorgane gebliebenen Lumen) geschieden ist, dass sich im Gegentheil die geräumige Höhle der Basis ganz continuirlich in sie hinein erstreckt, ja, dass sie sogar der lange Kanal der Spinndrüse durchzieht und distal an ihr mündet. Mit anderen Worten: beim Ventralcirrus ist kein Stylod ausgebildet. Und mit dem Stylod fehlen auch die Sinneshaare. Auch die vorwiegend in der Spitze des Ventralcirrus gelegenen Nervenendorgane (Taf. 5 Fig. 12, Taf. 7 Fig. 8, Taf. 8 Fig. 6 *Rr*) unterscheiden sich auffallend von den entsprechenden Organen der übrigen Cirren. Sie stellen zwar ebenfalls Keulen dar, aber solche von im Verhältnisse zu jenen der Dorsalcirren etc. riesigen Dimensionen. Jede dieser Keulen geht proximal ganz continuirlich in eine Nervenfaser über, und die Gesamtheit dieser receptorischen Fasern durchzieht, wie oben p. 96 beschrieben wurde, den Ventralcirrus, um sich an dessen Basis zunächst mit dem Faserbündel des Rückencirrus zu vereinigen und sodann weiter zum ventralen Parapodganglion und Bauchstrangganglion zu ziehen (Taf. 5 Fig. 12 und Textfig. 20, p. 96). Welcherlei Beziehungen zwischen diesen Keulen einer- und dem Integumente andererseits bestehen, konnte zwar hier eben so wenig wie bei den übrigen Cirren festgestellt werden; so viel ist aber ausgemacht, dass, weil den Keulen der Ventralcirren die in receptorischem Sinne so bedeutungsvollen Endglieder, nämlich die starren, in das Medium hinaus ragenden Sinneshaare fehlen, auch das Verhältniss jener Keulen zum Integument ein anderes sein

muss als dort, wo solche Sinneshaare vorhanden sind. Im frischen Zustande stimmt das Aussehen der keulenförmigen Endorgane der Ventralcirren vollständig mit dem der zugehörigen Markfasern überein, in welche sie ja auch continuierlich übergehen. Darüber, dass wir es bei den Ventralcirren mit freien (der Receptionszellen entbehrenden) Nerven-Endorganen zu thun haben, kann also kein Zweifel bestehen.

Vollkommen übereinstimmend mit den Receptoren der Ventralcirren sind jene der oben p. 112 beschriebenen **segmentalen Ventralorgane** (Taf. 7 Fig. 8 und 11 *Rr[VO]*). Sie manifestiren sich insofern noch schlagender als freie, der Receptionszellen entbehrende Nervenendigungen, als sich feststellen liess, dass die betreffenden, aus der sensorischen Stelle des Ganglions hervorbrechenden Markfasern nach kurzem Verlaufe schon keulenförmig anschwellen, und dass diese Keulen, eben die Receptoren, in der Epidermis oder zwischen Epidermis und Cuticula einfach als solche (ohne andere integumentale Beziehungen einzugehen) ihre Lage haben.

Mit den Ventralcirren haben die **Urite** oder Schwanzcirren (Taf. 1 Fig. 6, 9 und 10, Taf. 8 Fig. 21A *U*) das gemein, dass es auch bei ihnen nicht zur Abgliederung eines distalen receptorischen Abschnittes, eines Stylods, gekommen ist, und dass mit dem Stylode auch die starren Sinneshaare fehlen. Ein grosser Contrast herrscht dagegen im Verhalten der beiderseitigen Nervenendorgane. In dem engen, die Urite central durchsetzenden Kanale verlaufen nämlich nur 2—3 dünne Nervenfasern (Taf. 8 Fig. 8), welche stellenweise spindelförmige Anschwellungen aufweisen. In diesem Falle ist mir nicht nur das Verhalten der Endorgane (wenn wir hier überhaupt von Endorganen reden dürfen) distad, also zum Integument, sondern auch proximad, also zum Centralnervensystem, unbekannt geblieben. Denn zwischen den Uriten und dem letzten ausgebildeten Segmente des Somas liegt eine verschieden grosse Zahl unausgebildeter Segmente, nämlich die präpygidiale Wachstumszone (Taf. 8 Fig. 21A *PZ*). Wie aber durch diese Gewebszone embryonalen Charakters hindurch eine Nervenleitung bewerkstelligt werden kann, ist schwer einzusehen.

*Ich*. mit seinen im Ganzen mangelhaft ausgebildeten Receptoren ist kein Object, welches besonders dazu geeignet erscheint, speciell **die Function** dieser zu erörtern. Wenn ich trotzdem kurz darauf eingehe, so geschieht es im Hinblick auf einen bei unserem Parasiten festgestellten Gegensatz, welcher, so weit ich weiss, bisher noch nicht in ähnlicher Weise aufgedeckt worden, auf den Gegensatz nämlich, dass ein Theil seiner Receptoren (Stylode der Antennen, Fühlercirren, podiale Dorsalcirren und Parapodien) mit starren Sinneshaaren ausgerüstet ist, ein anderer Theil dagegen (podiale Ventralcirren, segmentale Ventralorgane und Urite) nicht. In einer früher veröffentlichten Arbeit (87, p. 501—547 und p. 705—712) habe ich von einer anderen Anneliden-Familie mit starren Sinneshaaren besetzte Receptoren beschrieben, welche ebenfalls im engen Anschluss an die Podien auftreten, nur mit dem Unterschiede, dass dort die einzelnen Sinneszellen oder Nervenendigungen zu compacten Organen, zu Sinneshügeln, vereinigt sind, Sinneshügeln, welche ich morphologisch und physiologisch den Seitenorganen der Fische etc. verglichen habe. Um der Schwierigkeit zu begegnen, dass



nur bei einem Theile der Anneliden solche compacte Hügel ausgebildet sind, bei anderen dagegen (und so auch bei *Ich.* und den Syllideen) die Elemente dieser Hügel mehr zerstreut auf besonderen Anhängen (Styloden) podialer Cirren stehen, habe ich, KLEINENBERG folgend, versucht, die Sinneshügel als umgewandelte Dorsalcirren zu begreifen. Die Berechtigung solcher Herleitung ist zwar seitdem auf Grund anatomischer Befunde durch EHLERS (92, p. 273) und ASHWORTH (02, p. 276) in Frage gestellt worden; aber, wie ich demnächst zu zeigen versuchen werde (vergl. auch unten p. 163), mit Unrecht. Wie dem aber auch sein mag, die beiderseitige physiologische Vergleichbarkeit wird ja dadurch nicht berührt. Ich habe in der citirten Schrift ausführlich dargelegt, warum ich mich der herrschenden Ansicht nicht anschliessen konnte, welche die fraglichen, mit starren Sinneshaaren besetzten Organe zu Tastorganen oder Tangoreceptoren stempelte, warum ich vielmehr, im Anschlusse an F. E. SCHULZE, in jenen Organen solche erkennen zu müssen glaubte, welche zur Reception von Wasserwellen bestimmt seien. Hier sei nun lediglich betont, wie der oben gekennzeichnete Gegensatz im Verhalten der Receptoren von *Ich.* zu Gunsten der früher geäusserten Ansichten spricht. Die Ventralcirren, segmentalen Ventralorgane und Urite von *Ich.*, welche der Haut des Wohnthieres anliegen, entbehren der Stylode und der starren Sinneshaare, die Nervenendorgane ragen nicht frei in das Medium hinaus, sie fungiren dementsprechend als Tangoreceptoren. Die Fühlercirren, Dorsalcirren und Parapodien, welche frei stehen, besitzen bewegliche Stylode und starre Sinneshaare, ihre Nervenendorgane ragen in das den adäquaten Reiz liefernde Medium; sie dienen daher nicht zum Betasten fester Körper, sondern zur Reception von Wasserwellen. Zur Kennzeichnung dieser in der Existenz der Wasserthiere sicherlich eine grosse Rolle spielenden Reception (denn sie erfahren dadurch die Annäherung von Feind oder Beute und erhalten zugleich locomotorische Erregungsimpulse) fehlt es noch an einem passenden Terminus. BEER, BETHE und v. ÜXKÜLL haben in ihren Vorschlägen zu einer objectivirenden Nomenclatur (99, p. 280) die für Wasserwellen eingestellten Receptoren überhaupt nicht berücksichtigt und v. ÜXKÜLL's Leitfaden (05<sup>a</sup>, p. 12—23) bringt zwar nebst einer schärferen Fassung auch eine Bezeichnung der Receptoren-Kategorien; aber die hier in Rede stehenden wüsste ich doch nirgends dort unterzubringen. Ich schlage daher für sie den (bereits oben p. 134 erwähnten) Namen Kymoreceptoren vor. Diese reihen sich am nächsten den ÜXKÜLL'schen Oscillationsreceptoren an; insbesondere dürfte sich das Gehörorgan als vermittelndes Glied der beiden Kategorien erweisen; sind doch auch schon in morphologischem und embryologischem Sinne unverkennbare Beziehungen zwischen Seitenorgan und Gehörorgan aufgedeckt worden.

Was speciell die Tangoreceptoren der segmentalen Ventralorgane betrifft, so sind sie es wahrscheinlich, welche den sogenannten Umdrehreflex und den Kriechgang auslösen (vergl. Biologischer Theil, Abschnitt Locomotion).

## 11. Die Genitalorgane.

Wie bei den meisten unter günstigen Bedingungen lebenden Parasiten, so hat auch bei dem unsrigen die Fortpflanzungsthätigkeit eine bedeutende Steigerung erfahren. Steht doch speciell dem dauernd im Bereiche der Blutgefässe des Wirthes befestigten *Ich.* eine im Verhältnisse zur eigenen Körpergrösse so gut wie unerschöpfliche Quelle der Nahrung zu Gebote und dazu eine solche, welche schon nahezu assimilationsfähig ist, so dass, wie die von der Locomotion, auch die von dem Stoffwechsel in Anspruch genommene Energiemenge auf ein sehr geringes Maass reducirt wird, und ihr Haupttheil der Keimproduction zu Gute kommen kann. Dementsprechend finden wir denn auch das ganze Jahr hindurch reife Thiere neben solchen verschiedenster Altersstadien, und die ersteren pflegen überdies enorme Mengen von Keimkörpern zur Ausbildung zu bringen. Besonders gilt das für die ♀, welche im hochreifen Zustande so sehr Form, Dimension und Färbung, kurz ihren Habitus verändern, dass sie ohne Kenntniss der allmählichen Umwandlung schwer als Artgenossen der unreifen Exemplare erkannt zu werden vermöchten. Viel geringere Modificationen erleidet der Habitus der ♂, weil es bei diesen nie zur Ansammlung entsprechend grosser Massen von Keimmaterial kommt, und so der schlanke Bau und die durchscheinende Fleischfarbe gegenüber dem Gelb bis Braun der ♀ erhalten bleibt (Taf. 1 Fig. 2, 6 und 7).

Obwohl man eigentlich von Ovarien und Hoden im strengen Sinne des Wortes bei unseren Thieren nicht reden kann, weil eben mit zunehmender Reife die Geschlechtsproducte, besonders die Eier, jedweden disponiblen Raum im Cölom für sich in Anspruch nehmen, so will ich doch, weil diese Keimmassen in Folge des Vorhandenseins der Septen metamer angeordnet sind, und weil überdies im Bereiche dieser serialen Septen die Keim-Mutterzellen producirt werden, jene Termini auch hier zur Anwendung bringen und demgemäss mit der Schilderung der Ovarien beginnen.

In der Mehrzahl der Fälle findet ihr erstes Auftreten im 9. Segmente statt. Bei Thieren im höchsten Reifezustande kommt es aber auch in weiter rostrad gelegenen Segmenten schon zur Ausbildung von Eierstöcken, und diese bieten dann in der Regel ein asymmetrisches Verhalten dar. So habe ich einen Fall notirt, wo bei einem hochreifen ♀ das 1. Ovar im 3. Segment rechts, das 2. im 4. Segment links, das 3. im 5. Segment rechts, das 4. im 7. Segment links und das 5. im 8. Segment rechts gelegen war, und wo erst vom 9. Segment ab die regelmässig paarige Anordnung erfolgte. In einem anderen Falle, und zwar ebenfalls bei einem hochreifen ♀, begannen die Ovarien links im 6., rechts im 8. Segment, und in einem dritten Falle endlich, bei einem jungen ♀, begannen sie rechts im 12. und links im 14. Segment. Nachdem aber einmal die regelmässig paarige Anordnung eingesetzt hat, verhartet sie auch durch die ganze Länge des Thieres bis zu den letzten unvoll-

kommen ausgebildeten Schwanzsegmenten, in welchen keine oder doch nur unvollkommen ausgebildete Keimstöcke vorhanden zu sein pflegen. Was die Lage der Ovarie im einzelnen Segmente betrifft, so lässt sich bei Thieren, welche noch nicht im vollreifen Zustande sind, constatiren, dass die Hauptmenge der Eier mit Bezug auf die Längsachse im Bereiche der Septen und mit Bezug auf die Querachse im Bereiche des centralen Darmabschnitts sich sammelndrängen. Bei vollreifen Thieren dagegen werden, wie schon oben hervorgehoben wurde, die Segmente ihrer ganzen Länge nach von den an Zahl und Grösse stetig wachsenden Keimkörpern erfüllt (Taf. 9 Fig. 4—7 und Taf. 10 Fig. 3—8 *Or*). Ihre bedeutendste Grösse erreichen die Ovarie ungefähr vom zweiten Drittel der Gesamtlänge des Thieres an. Sie behalten solche Grösse bis zum Ende dieses Drittels bei, um sodann von dieser ihrer Zone höchster Ausbildung sowohl rostrad, als auch caudad allmählich so weit an Grösse wieder abzunehmen, bis sie, besonders caudal, nur noch durch einzelne in Ausbildung begriffene Eier vertreten sind (Taf. 8 Fig. 13 *Or*).

Die Structur dieser Eierstöcke ist eine sehr einfache. Weder ist nämlich das einzelne Ei von einem Follikel, noch der ganze Stock von irgend welcher Hülle bekleidet. Nackt, oder doch nur von der bis zur fertigen Ausbildung sehr dünnen eigenen Membran umgeben, liegen die Keimkörper jedweder Grösse, meist fest aneinander gedrängt, in den Zoniträumen, und zwar die grössten, reifsten in der Regel unmittelbar am Darms, resp. an den Darmtaschen (Taf. 9 Fig. 4—6 und Taf. 10 Fig. 3—8 *Or*). Diese Anlagerung der Eier an die Darmwandungen ist eine sehr innige und kann bei hochreifen Thieren, wo das an sich schon relativ dünne und nur von einem schwer nachweisbaren Peritoneum umgebene Intestinum in dem Maasse sich rückbildet, als die Keimzellen ihrer letzten Ausbildung zustreben, so weit gehen, dass es oft schwer hält, eine scharfe Grenze zwischen Darmepithel und Keimkörper nachzuweisen. Die ökonomische Bedeutung solcher Verschmelzung ist leicht einzusehen: erhalten doch auf diese Weise bei unseren der Blutgefässe ermangelnden Thieren je die reifsten Eier die zu ihrer Ausbildung nöthigen Nährstoffe in erster Linie überreich direct vom Darms. Und eben dieser überreichen, directen Ernährung vom selbst continuirlich versorgten Darms aus ist wohl auch der Mangel jedweder Follikelbildung zuzuschreiben, indem eben hier alle Keimzellen ihre genuine Bestimmung zu erreichen vermögen. Diese innigen Lagebeziehungen zwischen Eizellen und Darmzellen würden an sich zu keinerlei Schwierigkeiten führen, wenn nicht, fataler Weise, noch andere, tiefere Beziehungen hinzukommen schienen. Erstens haben nämlich die beiderlei Zellen eine sehr ähnliche Structur, indem sie gleicher Weise massenhaft Kügelchen enthalten, welche sich zwar in der Regel bei den Eiern nicht entfernt so tief wie bei den Darmzellen färben, aber doch ausnahmsweise; das heisst, es gibt (tingirte) Darmzellen mit hellen und (tingirte) Eizellen mit dunklen Kügelchen. Zweitens erreichen die Kerne einzelner Darmzellen im Bereiche der Darmtaschen sowie der Darmdivertikel geschlechtsreifer Thiere einen so bedeutenden Umfang, wie er sonst nur den Keimbläschen fortgeschrittener Eier zuzukommen pflegt, und, um die Verwirrung voll zu machen, stimmen auch diese hypertrophischen, intestinalen Kerne hinsichtlich ihrer Structur in hohem Maasse mit den Keimbläschen überein, indem



sie beide einen auffallend grossen und sehr chromophilen Nucleolus nebst zahlreichen ebenfalls stark chromophilen Kügelchen enthalten. Man stösst demgemäss auf Darmzellen, welche sich kaum von Eiern, und auf Eier, welche sich kaum von Darmzellen unterscheiden lassen. Und wenn ich dem noch hinzufüge, dass mir während des Studiums dieser Verhältnisse der wahre Ort, wo die Eibildung vor sich geht, unbekannt war, so wird man verstehen, wie ich durch die erwähnten Thatsachen gezwungen wurde, eine so paradoxe Genese der Keimstoffe, wie die direct aus dem intestinalen Epithel heraus, wenigstens ins Auge zu fassen. Aus der Literatur kam mir dabei Ein ähnlicher Fall in die Erinnerung, nämlich die Angabe PEREYASLAWZEWA's (96, p. 303—320), dass bei *Nerilla* die Eier ganz und gar und die Spermatozoen zum Theil aus dem Darmepithel sich entwickeln sollten. Wie sehr auch die von dieser Autorin publicirten Figuren zu Gunsten einer solchen Genese zu sprechen schienen, so wollte mir doch schon bei der ersten Kenntnissnahme ein so heterodoxer, allen bisherigen Erfahrungen bei Anneliden so stricte zuwiderlaufender Modus der Keimbildung wenig einleuchten, und nicht minder kritisch stand ich natürlich nun auch den eigenen ähnlichen, vermeintlichen Feststellungen gegenüber. Indem ich in Folge dessen die Untersuchung auf ein immer grösseres Material ausdehnte, ergab sich zunächst die wichtige Thatsache, dass die Hypertrophie, resp. die Keimbläschen-Ähnlichkeit der Kerne auch in den Darmtaschen und Darmdivertikeln reifer ♂, wo es nie zur Anlagerung oder Verschmelzung zwischen Darmwandungen und Keimzellen kommt, auftreten kann. Ferner die nicht minder bedeutsame, dass schon bei 1 mm langen noch geschlechtslosen Juvenes in den Darmtaschen und Darmdivertikeln die dunklere Färbung, also die Eiähnlichkeit, einzelner Zellkörper sich geltend macht (Taf. 9 Fig. 9), dass also diese Erscheinung in der besonderen Function jener Darmanhänge ihre Ursache haben könne. Den entscheidend negativen Factor bildete aber endlich die Erfahrung, dass selbst bei hochreifen ♀ zwischen den Eiern verschiedenen Stadiums auch winzige Oogonien vorkommen, welche sich in keiner Weise aus den fraglichen eiähnlichen Darmzellen herleiten liessen, dagegen sehr an Zellen erinnerten, welche ich schon vorher im Bereiche der Septen angetroffen hatte. Das wiederholte Studium entsprechender Schnittserien, insbesondere frontaler, ergab denn auch schliesslich, dass es bei den ♀, wie bei den ♂, die peritonealen Membranen der Septen sind, aus welchen Oogonien und Spermiogonien ihren Ursprung nehmen. Und so glaube ich annehmen zu dürfen, dass es auch bei *Nerilla* nicht das Darmepithel, sondern irgend ein Theil des Peritoneums ist, welcher die Keimzellen producirt, dass also die innigen Beziehungen zwischen Keimzellen und Darmzellen auch bei *Nerilla*, welche, ebenso wie *Ich.*, der Blutgefässe entbehrt, lediglich durch die Ernährungsverhältnisse verursacht werden.

Wenn ich im Vorhergehenden, anstatt direct auf mein Ziel loszugehen, zunächst der Irrwege gedachte, so geschah das nicht etwa blos um speciell PEREYASLAWZEWA's Angaben über die entodermale Genese der Genitalproducte von *Nerilla* in Zweifel zu setzen, sondern auch um allgemein an diesem Beispiel zu zeigen, wie kritisch man den sogenannten heterodoxen Fällen gegenüber sich zu halten verpflichtet ist. Unter dem Drucke der oben mitgetheilten Thatsachen glaubte ich Monate hindurch, mich mit der entodermalen Genese der Keimkörper

abfinden zu müssen; aber schliesslich waren eben jene »Thatsachen« doch falsch interpretirt, und die aus so zahlreichen Fällen inducirte Regel behielt Recht.

Zum Nachweise der wahren Keimstätten der Eier sind frontale Längsschnitte durch geschlechtsreife Thiere unerlässlich. Aus solchen ergibt sich, dass die im unreifen Zustande sehr dünnen Septen stark angeschwollen sind, und zwar in besonders hohem Maasse ventral, im Bereiche der Nephridien (Taf. 9 Fig. 6 *Ov*, *Dt* und *Nm*). Das Ganze erscheint als ein von zahlreichen Kernen und Muskelfasern durchsetztes, der Zellgrenzen entbehrendes Syncytium, an dessen Rande winzige Zellen hervorsprossen. Da in den fixirten Thieren ähnlich winzige (nur sehr wenig Plasma um den Kern führende) Zellen in der Nähe der Septen frei im Cölom angetroffen werden, und überdies von diesen ca. 6  $\mu$  grossen Gebilden bis zu den unzweifelhaften Eiern sich alle Übergangsstadien finden, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass wir in den so beschaffenen Septen die Stätten der Eibildung vor uns haben, dass also jene winzigen Zellen die Oogonien repräsentiren. Es scheint bei den geschlechtsreifen Thieren dauernd ein Oogonien-Nachschub stattzuhaben; denn es finden sich selbst bei solchen, wo der Darm bereits allseits von ziemlich weit herangereiften Eiern umgeben ist, stets zahlreiche frühe Entwicklungsstadien solcher.

Die Oogenese habe ich, in Anbetracht, dass sie bei unserem Wurm keine auffallenden Abweichungen von der Regel darzubieten scheint, und in Anbetracht, dass sie mehr und mehr zu einem speciellen Objecte cytologischer Forschung geworden ist, nicht eingehend verfolgt. Erwähnt sei nur, dass in den Oogonien schon früh die Deutoplasmakügelchen auftreten, dass die heranreifenden Eier mehrere mitotische Theilungen erfahren, dass diese Eier in reifen Thieren (in Folge des Druckes) oft vielfach eingebuchtet aneinandergedrückt liegen, und dass die Dotterhaut erst nahe dem Reifezustand ihre volle Ausbildung aufweist. Das reife, elliptische Ei hat einen Längendurchmesser von 80 und einen Breitendurchmesser von 70  $\mu$  (Taf. 8 Fig. 9).

In vollkommener Übereinstimmung mit den ♀ sind es nun auch bei den ♂ die Septa, welche als Keimstätten oder Hoden fungiren. Auch hier treffen wir diese Septen besonders ventral im Bereiche der Nephridien in wucherndem Zustande (Taf. 9 Fig. 8 *Sp*, *Dt* und *Nm*), und auch hier können unschwer die Spermatogonien auf die Zellelemente eben jenes Mutterbodens zurück verfolgt werden. Diese frei im Cölom schwimmenden Spermatogonien erfahren zahlreiche Theilungen und verwandeln sich so in die bekannten Spermatocyten und weiterhin in die Spermatiden und Spermatozoen. Auch was die Spermiogenese betrifft, habe ich mich darauf beschränkt, einige Entwicklungsstadien zur Abbildung zu bringen (Taf. 8 Fig. 10 und 11), indem keinerlei von der Norm abweichende Verhältnisse vorzuliegen scheinen, und das speciell Cytologische ausser dem Rahmen dieser Arbeit liegt. Die fertigen Spermatozoen sind von ausserordentlicher Kleinheit; der Durchmesser ihrer Köpfe überschreitet kaum 1  $\mu$ .

Mit Bezug auf die Frage, wo und wie die Geschlechtsorgane gebildet werden, ist noch eine Beobachtung von Interesse, welche ich an geschlechtsreifen ♀ gemacht habe. Im hochreifen Zustande setzen sich die Ovarien in immer mehr abnehmendem Umfange bis in die Schwanzregion fort, bis sie schliesslich in der präpygidialen Wachstumszone nur noch

durch Ein Ei oder durch Eine ei-ähnliche Zelle vertreten sind. In dem auf Taf. 8 Fig. 13 abgebildeten Präparate z. B. war im sechst-letzten Segmente noch ein aus 4, im fünft-letzten ein aus 3 Zellen bestehendes Ovar vorhanden, und in den viert- und dritt-letzten, noch unvollkommen ausgebildeten fand sich nur je Eine ei-ähnliche Zelle. Da ich weder die Wachstums-, noch die Regenerations-Verhältnisse der präpygidialen Zone einem speciellen Studium unterzogen habe, so vermag ich zwar über den Ursprung dieser ei-ähnlichen Ovaranlagen der unfertigen Segmente und über ihr Verhältniss zu den oben beschriebenen septalen Mutterböden der Keimzellen keine eigenen Angaben zu machen; aber ich möchte auf eine kürzlich erschienene Mittheilung IWANOW's [04, p. 308] hinweisen, welche geeignet ist, auch auf meine Beobachtung Licht zu werfen. Dieser Autor fand nämlich an regenerirenden Spioniden, dass aus den Genitaldrüsen Zellen austreten, welche sich an die Dissepimente des Regenerats begeben, um da die Geschlechtsdrüsen zu bilden. Die interessante Angabe lautet wörtlich:

»In dem hinteren Regenerat kann man an den Seiten des Bauchgefässes ganze Reihen eigenartiger Zellen mit körnigem Protoplasma bemerken; verfolgt man deren Entstehung, so erweist sich, dass sie aus den Genitaldrüsen hervorgehen und primäre Genitalzellen darstellen, welche sich noch nicht zu Eiern oder Spermatozoen differenzirt haben. Indem sie an das Hinterende herantreten, verlassen sie das Bauchgefäss und begeben sich längs dessen dissepimentalen Ästen an die hintere Oberfläche des Dissepimentes, wo sie sich an einer bestimmten Stelle zu kleinen Häufchen ansammeln; es sind dies die neuen Geschlechtsdrüsen der jungen Rumpfsegmente.«

In Übereinstimmung hiermit liegt nun die Annahme nahe, dass auch die nur aus Einer Zelle bestehenden Keimdrüsen-Anlagen der in Bildung begriffenen Segmente von *Ich.* aus den fertigen Keimdrüsen dahin gewandert sind. Treffen IWANOW's Feststellungen zu, so ist das insofern von hohem Interesse, als sich die weitere Frage daran anknüpft, ob nicht überall, wo bei Anneliden die Genitalproducte aus dem Peritoneum entstehen (also nicht nur aus dem peritonealen Überzuge der Dissepimente, sondern auch aus jenem der Blutgefässe und Nephridien), diesen Producten secundär dahin gelangte embryonale Keimdrüsen-Anlagen zu Grunde liegen.

Wenden wir uns nun zur Frage, wie die Geschlechtsproducte entleert werden. In einem Falle sah ich bei einem hochreifen ♀ an einer Reihe von Segmenten ventral, an den Segmentgrenzen, jederseits reife Eier sich durch eine Öffnung zwängen. Damit konnte, für das eine Geschlecht wenigstens, die Frage dahin beantwortet scheinen, dass die Eiablage durch segmental angeordnete Poren geschieht. Aber alle meine Bemühungen, solche vorgebildete Poren an reifen oder unreifen ♀ nachzuweisen, blieben erfolglos; jene Öffnungen waren eben an Stellen geringsten Widerstandes, wie sie die Segmentgrenzen bilden, ad hoc durch Reissen der Hautschicht entstanden, und fraglich blieb nur, ob in diesem Einreissen ein normales Geschehen vorlag oder nicht. Weiter kamen mehrere Fälle zur Beobachtung, wo hochreife ♀ caudale Segmente autotomirt hatten, und wo sodann an der Rissstelle, unter caudad verlaufenden Contractionen des Vorderkörpers zahlreiche, zum Theil reife Eier in continuirlicher Folge wurstartig nach aussen gedrängt wurden. In diesen Fällen hatten also die Eier, ungehemmt von den nur theilweise die Zonite gegeneinander abschliessenden Dissepimenten,



menten, einen je nach der Lage des betreffenden Ovars verschieden grossen Theil des Wurmes passirt, bevor sie nach aussen gelangt waren, und fraglich bleibt nur auch hier, ob diese Autotomie im Dienste der Eientleerung, oder aber, ob die Eientleerung in Folge der anders verursachten Autotomie, also zufällig erfolgt war. Endlich bleibt noch ein Organpaar der ♀ in Betracht zu ziehen, welches mir zur Zeit seiner Entdeckung in erster Linie für die Eiablage bestimmt zu sein schien. Es sind sehr umfangreiche, lebhaft wimpernde, im 4. Segment in den Darmkammern gelegene Urnen (Taf. 8 Fig. 12 und 14A—14C *GSchl*), welche am Ende dieses Segments, unter kanalartiger Verengung in die Nierenkammern eindringen, um an der Parapodbasis caudo-ventral durch einen Porus nach aussen zu münden. Ihr freier, ventraler Rand ist durch zahlreiche Muskeln mit der ventralen Körperwand sowie auch medial mit dem Darne verbunden. Diese Urnen erinnern auffallend an die von mir früher (87, p. 672) von Capitelliden als Evacuations- und Copulationsorgane beschriebenen Genitalschläuche. Um so mehr, als auch hier bei *Ich.* ihre innigen Beziehungen zu den Nephridien sich unverkennbar manifestiren. Gleich hinter den Urnen, vom 5. Segment ab, beginnen nämlich in ganz übereinstimmender Lage die Nephridien mit ihren ähnlich geformten, nur viel kleineren Trichtern aufzutreten (Taf. 8 Fig. 18—20 und unten Abschnitt Nephridien p. 136), so dass also die Genitalschläuche auch hier sich lediglich als riesige Nephridiumtrichter darstellen. Niemals habe ich nun aber in diesen Schläuchen zu evacuierende Eier angetroffen, und nie kam mir auch die für die entsprechenden Organe bei den Capitelliden im Stadium der Geschlechtsreife so charakteristische gürtelartige Hypertrophie der Porophore zu Gesicht, so dass es fraglich erscheint, ob diese Genitalschläuche hier überhaupt noch zur Function gelangen. Eine noch berechtigtere Frage, sobald wir auch das Verhalten der ♂ ins Auge fassen. Bei einzelnen dieser findet sich ebenfalls an der Hintergrenze des 4. Segments in ganz entsprechender Lage jederseits ein durchaus geschlossenes Säckchen (Taf. 8 Fig. 15 *GSchl*) mit spaltförmiger Höhle, in dem wir offenbar das Homologon des weiblichen Genitalschlauches vor uns haben. Bei einzelnen, denn die Mehrzahl aller ♂, selbst der reifen, lässt keine Spur mehr davon erkennen. Andere dagegen haben ausser diesen Säckchen ähnliche, nur weniger ausgebildete, mehr kissenartig solide unter den Bauchstrangganglien gelegene Organe im 4. oder 5., oder auch im 4. und 5. Segmente (Taf. 8 Fig. 15 *GSchl*) und zwar bald nur auf einer, bald auf beiden Seiten, also unverkennbare Spuren ursprünglich serialer Anordnung, mit der Complication des Auftretens zweier Organpaare in ein und demselben Segmente. Es kann nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass in diesen so sporadisch und unregelmässig auftretenden Organen der ♂ reliquiäre Genitalschläuche vorliegen, Reliquia, welche einst zur Copulation und Evacuation gedient haben mögen. Und gestützt hierauf, dürfen wir wohl auch das schon durch ihr eigenes Verhalten zweifelhaft erschienene Functioniren der weiblichen Genitalschläuche verneinen, wobei freilich unerklärt bleibt, warum diese Organe bei den ♀ noch regelmässig eine so hohe Ausbildung erfahren.

Nach alledem bleibt uns nichts anderes übrig, als in den eingangs mitgetheilten Beobachtungen der Eiablage durch Reissen der Haut sowie durch Autotomie normale

Vorgänge zu erblicken, welche wahrscheinlich in dem Maasse an Stelle der Evacuation durch die Genitalschläuche getreten sind, als die Keimproduction sich steigerte und so die Dislocation der zur Ablage reifen Elemente erschwerte. Übrigens häufen sich die Angaben über Ablage von Genitalproducten durch Bersten der Leibeswandungen bei Anneliden. Ich verweise, um nur jener der letzten Jahre zu gedenken, auf DRAGO (99, p. 68) *Pachydrius*. PIERANTONI (02, p. 113—117) *Phallodrilus* und auf ATTEMS (02, p. 204), *Scotolepis* betreffend.

Im Gegensatze zum Verhalten der ♀ sind mir nie ♂ zu Gesicht gekommen, welche Sperma entleert hätten, und so kann ich es auch nur als sehr wahrscheinlich hinstellen, dass bei den ♂ die Ablage der Geschlechtsproducte ebenfalls durch Reißen der Leibeswandungen erfolgt; aber als um so wahrscheinlicher, da wir ja gesehen haben, wie die für die Evacuation in erster Linie in Betracht kommenden Genitalschläuche speciell im männlichen Geschlechte durchaus rückgebildet sind, und als auch die im nächsten Kapitel zu beschreibenden Nephridien nichts mit solcher Evacuation zu thun haben können. Die Vermischung der Geschlechtsproducte, die Befruchtung muss demnach ausserhalb der Thiere geschehen, und in dieser Hinsicht sei an das Factum erinnert, dass weitaus in den meisten Fällen je ein ♂ und ♀ auf den Flossen in inniger Nachbarschaft eingebohrt gefunden wird, so dass für die gleichzeitige Ablage der beiderseitigen Keimstoffe die günstigsten Bedingungen geboten sind.

Als mir die reliquiäre Beschaffenheit der männlichen Genitalschläuche noch nicht bekannt war, hielt ich eine Copulation und innere Befruchtung bei *Ich.* für zweifellos, und zwar aus dem Grunde, weil die meisten reifen ♀ in einer gewissen Anzahl von Segmenten neben den verschiedenen reifen Eiern auch verschiedene Stadien von Spermatoblasten, Spermatoocyten und Spermatiden aufwiesen. Dieses Verhalten muss nun im Hinblick auf das Vorhergehende als Hermaphroditismus betrachtet werden, als Hermaphroditismus, der indessen nicht zur Selbstbefruchtung zu führen scheint; denn es sind mir unter den reifen Eiern hermaphroditischer ♀ nie solche begegnet, die etwa Anfänge von Entwicklung gezeigt hätten. Bei reifen ♂ habe ich niemals Anzeichen von Eibildung auftreten sehen, so dass also der Hermaphroditismus auf die ♀ beschränkt zu sein scheint. Dieses Verhalten von *Ich.* steht keineswegs vereinzelt in der Polychäten-Gruppe da; denn, ganz abgesehen von so typischem Hermaphroditismus, wie ich solchen z. B. von *Hesione* (80, p. 298) beschrieben habe, sind auch verschiedene Fälle, ähnlich wie bei *Ich.*, von mehr sporadisch auftretendem bekannt geworden. Am eingehendsten hat KORSCHOLT diese Verhältnisse an *Ophryotrocha* (93, p. 272—279) untersucht, und nach seiner Darstellung dürfte wohl fürderhin jedwede scharfe Unterscheidung zwischen sporadischem und typischem Hermaphroditismus als hinfällig erscheinen.

Bereits eingangs war zu erwähnen, dass geschlechtsreife Thiere das ganze Jahr hindurch vorkommen; gleichwohl lässt sich eine Periode erhöhter Geschlechtsthätigkeit erkennen, und zwar im Hochsommer und Herbst. Es findet sich nämlich zu dieser Zeit eine besonders grosse Zahl prall mit Geschlechtsproducten angefüllter Thiere. Umgekehrt walten am Ende des Herbstes und am Anfange des Winters junge, geschlechtslose Thiere vor, eine Erscheinung, die in dem Absterben geschlechtlich erschöpfter Thiere ihre Erklärung findet. Dass

die hochreifen Würmer, besonders die ♀, die Ablage ihrer Geschlechtsproducte nicht lange überleben, schliesse ich aus den tief greifenden Modificationen ihrer Organe. So erweisen sich bei hochreifen ♀ insbesondere die Darmwandungen stark verdünnt und von gelben oder grünlichen Körnchen (excretorischer Natur) überladen (vergl. Abschnitt Darm, p. 53). Von der eigenthümlichen Hypertrophie der Kerne der Darmtaschen und Darmdivertikel war schon oben die Rede.

Die einzelnen Thiere pflegen schon bei einer Länge von ca. 2 mm und 30 Segmenten geschlechtsreif zu werden, und da sie eine Länge von 8—10 mm und eine Zahl von 70—100 Segmenten erreichen, so lässt sich schon daraus ermessen, welch grosse Mengen von Keimstoffen die einzelnen Thiere im Laufe ihrer Existenz zu produciren vermögen, um dann allerdings im ausgewachsenen, hochreifen Zustande (wenigstens die ♀) geschlechtlich erschöpft zu Grunde zu gehen.

---

## 12. Die Nephridien.

Ein Organsystem, welches bei unserem Parasiten weder eine hohe Ausbildung erreicht, noch leicht nachzuweisen ist. Unter den vielen Hunderten von mir im frischen Zustande untersuchten Exemplaren fanden sich nur wenige, wo die ausführenden Gänge in einem Theil der Segmente Flimmerung aufwiesen, das heisst sich kenntlich machten, und erst nachdem so ihre Lage festgestellt war, gelang es mir weiter, in einzelnen Fällen die centrifugalen Abschnitte auch dann aufzufinden, wenn die Cilien ruhten (Taf. 8 Fig. 17 *Nm*), was die Regel zu sein scheint. Von den centripetalen, dem Cölom zugekehrten Abschnitten lässt sich im frischen Zustande überhaupt nichts wahrnehmen; gelungene Schnitte, besonders frontale, sind für ihren Nachweis unerlässlich, und zwar solche durch grosse, reife Thiere. Da treffen wir vom 5. Segmente ab bis nahe zum Körperende auf der Höhe des Parapodiums, am hinteren Septum, da wo dieses medial an die Darmtaschen stösst, die winzigen Trichter (Taf. 9 Fig. 6 und 8 *Nm* und Taf. 8 Fig. 18—20), welche unter allmählicher Verengerung ihres Halses in die nach aussen führenden Kanäle übergehen. Diese Kanäle biegen, nach kurzem Verlaufe parallel den Septen, ventral und nach hinten um, das heisst sie ziehen aus der Darmkammer des betreffenden Segmentes in die Nierenkammer des darauffolgenden (Taf. 10 Fig. 2, 3 und 6 *Nm* und Textfigur 8, p. 11), und weiter begeben sie sich jederseits latero-caudad zur Höhlung des ventralen Cirrus, wo sie zwischen Darmdivertikel und Spinndrüse bis zum ersten Drittel, also bis zu der Stelle, wo der Cirrus sich ausbuchtet, verlaufen, um da auszumünden. Die Nephridien von *Ich.* ge-



hören demnach zu denjenigen, welche an 2 Segmenten participiren, indem die Trichter in das je zuvor gelegene Segment einmünden. Diese innen reichlich mit kurzen Wimpern ausgekleideten Trichter (Taf. 8 Fig. 18—20) sind seitlich eingeschnitten, so dass sie zweilappig erscheinen, was besonders bei den ♀ deutlich zum Vorschein kommt, indem bei ihnen die Trichter eine viel bedeutendere Grösse als bei den ♂ erreichen. Bei den ganz jungen Thieren, so bei 1 mm langen, haben die Nephridien noch nicht ihre Ausbildung erfahren; insbesondere stellen sich die Trichter als der Wimpern sowie der seitlichen Einbuchtung noch entbehrende Anhängsel der Septa dar. Selbst in ihrem höchst ausgebildeten Zustande bleibt die Structur dieser Nephridien stets eine sehr einfache. Es sind, mit Einschluss der Trichter, dünnwandige, mit kleinen Cilien besetzte Röhren, welche nur sehr allmählich ihren an sich geringen Durchmesser distad verringern. Von den Complicationen, die bei so vielen anderen Anneliden die Trichter und die Gänge aufweisen, insbesondere von den drüsenartigen Anschwellungen letzterer ist hier keine Spur vorhanden. Da die Nephridien von *Ich.*, wie wir im vorigen Abschnitte gesehen haben, in keiner Weise an der Evacuierung der Genitalproducte betheiligt, also lediglich excretorisch thätig sind, so müssen wir auf Grund ihrer Structur schliessen, dass sie nur Excrete zu entleeren haben ohne selbst an den metabolischen Processen Theil zu nehmen.

In diesem seinem Verhalten des Nephridialsystems erinnert unser Parasit in hohem Grade an diejenige Annelidenfamilie, mit der er sich auch in Bezug auf die übrige Organisation am nächsten verwandt erwies, nämlich an die Syllideen. Ist doch für diese die Schwierigkeit des Nachweises und die geringe Ausbildung des Systems durchaus charakteristisch. Nur in einem Punkte fehlt der Anhalt zum Vergleiche: es sind nämlich von Syllideen bisher Genitalschläuche nicht bekannt geworden. Dagegen haben fast alle Bearbeiter der Familie übereinstimmend angegeben, dass zur Zeit der Geschlechtsreife die Nephridien eine bedeutende Volumzunahme erfahren und die Keimstoffe in sich aufnehmen, resp. evacuiren. Den letzten Bearbeiter freilich, GOODRICH (00, p. 708—712 und p. 723), haben seine so viel ausgedehnteren und eingehenderen Untersuchungen zu einer von dieser herrschenden Ansicht wesentlich abweichenden Auffassung geführt. Nicht so sehr in Volumveränderungen des Organs als in dem Auftreten einer Neubildung, dem Genitaltrichter, der an Stelle des ursprünglichen Nephrostoms trete, bestehe die mit der Geschlechtsreife einhergehende Modification des Nephridialsystems. *Ich.* ist leider kein Object, um als Prüfstein dieser Auffassung dienen zu können. Ich habe zwar, wie im Vorhergehenden dargestellt wurde, bei jungen Individuen ebenfalls Nephrostome gefunden, welche ein von demjenigen reifer Thiere abweichendes Verhalten zeigten; aber diese Nephrostome betrachte ich als noch unausgebildete: nichts steht der Annahme im Wege, dass sie sich allmählich in die so viel ansehnlicheren Trichter der reifen ♂ und ♀ umwandeln. Reihen solcher Umwandlung stehen mir freilich nicht zu Gebote. Besonders aber ist zu berücksichtigen, dass bei *Ich.* die Nephridien (ebenso wie die Genitalschläuche) überhaupt nichts oder nichts mehr mit der Evacuierung der Geschlechtsproducte zu thun

haben, indem diese Producte, wie im vorigen Abschnitte sich ergeben hat, durch Bersten der Körperhaut entleert werden.

Nachdem das Vorhergehende bereits niedergeschrieben war, habe ich ganz zufällig eine Methode kennen gelernt, um die Nephridien schon am frischen Thiere zu demonstrieren. Es ist die zum Behufe des Studiums des Nervensystems angewandte Methylenblau-Methode (Methylenblau in  $\frac{3}{4}\%$  igem Salzwasser 1 Stunde), durch welche dies erreicht wird. Dass gerade hierdurch die Nephridien zur Ansicht gebracht werden, ist um so auffälliger, als sie nicht etwa irgendwie gefärbt erscheinen. Durch solche Präparate wurde übrigens die im Vorhergehenden gegebene Beschreibung lediglich bestätigt.

### 13. Cölom und Blut.

Trotz dem verhältnissmässig gedrungenen Baue und trotz den voluminösen Körperanhängen unseres Parasiten bleibt von seiner Leibeshöhle nur wenig Raum für irgend welche Blutflüssigkeit frei, weil dieser Raum, abgesehen von den verschiedenen Organen, zum grössten Theil von den so massenhaft sich anhäufenden Geschlechtsproducten ausgefüllt wird. Auch in Bezug auf die Unterabtheilung in secundäre Räume, welche bei gewissen Anneliden so weit gehen kann, dass die mangelnden Blutgefässe dadurch ersetzt werden, verhält sich *Ich.* sehr einfach, indem nur die sogenannten Nierenkammern durch die transversalen, vom Peritoneum bekleideten Muskelzüge latero-ventral von den Darmkammern (Taf. 10 Fig. 3 *CmNK*) geschieden werden, und selbst diese cölomatische Gliederung ist keine vollkommene, weil sie nur im Bereiche der Segmentgrenzen durchgeführt ist.

Sehr schwach ausgebildet ist auch das das Cölom auskleidende und die darin gelegenen Organe überziehende Peritoneum, so schwach, dass es an den meisten Stellen zu fehlen scheint und nur durch gelungene Färbungen zum Vorschein gebracht werden kann. Dem entsprechend erscheinen auch seine Zellen sehr abgeplattet, und deren Kerne im Profil über den Zellenleib vorgewölbt. An einzelnen Stellen bietet aber auch hier das Peritoneum ein kräftigeres Ansehen dar, nämlich da, wo die Genitalzellen gebildet werden, also im Bereiche der Dissepimente oder Septa (Taf. 9 Fig. 2 und 4—8 *Dt*).

Diese bei unserem Thiere vom 4. Segmente ab auftretenden Quer-Scheidewände sind, was den zelligen Theil ihrer Membranen betrifft, abgesehen von den erwähnten, die Genitalzellen producirenden Wucherungen, im Bereiche der Nephridien, ebenfalls sehr schwach ausgebildet, werden aber gewaltig verstärkt durch auf beiden Seiten sich ausspannende Züge von Muskelsträngen. Die meisten dieser verschieden breiten Stränge entspringen jederseits

zwischen dem Bauchstrangganglion und der medianen Stammes-Längsmuskulatur und ziehen von diesen Punkten aus radial den Septen entlang, um sich dann peripher zwischen den Elementen der Epidermis zu inseriren (Taf. 10 Fig. 2, 7 und 8 *Dt*). Zu diesen septalen Muskeln gehören auch die oben im Kapitel Darmkanal p. 49 schon beschriebenen, ringförmig den Darm umgebenden Sphincter, welche das Darmlumen segmentweise abzuschliessen und überdies die Darmwandungen bei der Autotomie durchzureissen vermögen. Die so durch diese Muskulatur verstärkten Dissepimente spielen auch bei der Locomotion eine bedeutende Rolle, indem sie, wie oben im Abschnitte Podien p. 77 schon gezeigt wurde, einer ganzen Reihe von Parapodemuskeln zum Ansatz und zum Halte dienen. Endlich finden auch, wie in dem der Muskulatur gewidmeten Abschnitte, oben p. 15 beschrieben wurde, die dorsalen Ringmuskeln Nr. 1 und Nr. 4, die beim Acte der Autotomie so wirksamen Autotomuskeln, an den Septen ihre Ansatzpunkte. Die ersten vier Körpersegmente entbehren der Septa, weil ihr Raum der ganzen Länge nach von dem voluminösen Pharynx und den ihm anhängenden Schlunddrüsen eingenommen wird.

*Ich.* liess keine Spur von Blutgefässen erkennen, und eben so wenig waren besondere Respirationsorgane nachzuweisen. Bei anderen der Gefässe entbehrenden Polychäten, wie Glyceriden und Capitelliden, sind der farblosen cölomatischen Lymphe nebst den Leukocyten auch gefärbte Blutscheiben, Hämoocyten, beigemenget; es vereinigen sich also in diesen Fällen die sonst getrennt circulirenden zwei Blutarten zu einer sogenannten Hämolymphe. Bei *Ich.* dagegen vermochte ich keinerlei gefärbte Blutscheiben im Cölo- aufzufinden; nur Leukocyten sind vorhanden, und selbst der Nachweis dieser gelingt nur bei jugendlichen Thieren, deren Cölo- noch nicht von Geschlechtsproducten erfüllt ist.

Der Mangel der Blutgefässe wird compensirt, oder, was wohl dem gewordenen Zustande gemäss richtiger ist: das Eingehen der Blutgefässe wurde verursacht durch die eigenthümliche Organisation des Darmes, welcher, wie wir im Vorhergehenden an mehreren Stellen geschildert haben (vergl. insbesondere Abschnitt Darm p. 50), in jedem Segmente Divertikel in die Parapodien und Cirren entsendet und dadurch gefässartig die assimilationsfähigen Substanzen zur Vertheilung bringen kann, und zwar, dank dem Vorhandensein verschiedener Sphincter, in rhythmischer Weise, nach Art einer Blutcirculation. Durch diese so ausgiebige Oberflächenvermehrung des Darmes, insbesondere durch diejenige seiner Fortsätze, welche sich in die mit Cilien ausgerüsteten Körperanhänge hinein, nämlich in die Cirren, erstrecken, wird zugleich in hohem Grade die Athmung befördert, und so auch der Mangel besonderer Respirationsorgane ausgeglichen. *Ich.* stellt daher einen exquisiten Fall jener Darmorganisation dar, welchen seiner Zeit QUATREFAGES bei der Aufstellung seines Begriffes Phlebenterismus im Auge hatte.

Vergleichend sei noch bemerkt, dass auch die nächsten Verwandten von *Ich.*, nämlich die Syllideen, eine sehr geringe Ausbildung des Gefässsystems darbieten, typischer Respirationsorgane entbehren und auch in Bezug auf ihr Cölo- sich, insbesondere was die Gliederung in secundäre Räume betrifft, sehr einfach verhalten. Dass ferner bei gewissen



Syllideen auch die so charakteristischen septalen Darmsphincter vorkommen, darauf wurde schon oben p. 58 im Abschnitt Darmkanal hingewiesen. Auch die Syllideen entbehren der Hämoeyten; nur Leukocyten wurden bei ihnen mehrfach in grossen Mengen beobachtet (vergleiche MALAQUIN 93, p. 113).

## 14. Methodik.

Dank seiner durchsichtigen Haut und der flächenhaften Anordnung seiner Muskulatur eignet sich *Ich.* vorzüglich zur Beobachtung im frischen oder lebenden Zustande. Ist das betreffende Thier zu unruhig, so genügen in der Regel ein paar Tropfen Cocain in 2 % iger Lösung in Seewasser, um es in den anästhetischen Zustand zu versetzen.

Auch um die zu conservirenden Thiere in ausgestrecktem Zustande zu erhalten, empfiehlt sich eine Vorbehandlung mit Cocain oder Alcohol in Seewasser. Will man jedoch diese Vorbehandlung vermeiden, so kann man zu einem ähnlichen Resultate dadurch gelangen, dass man die Parasiten, so lange sie noch auf den abgeschnittenen *Myrus*-Flossenstücken befestigt sind, kräftig bis zum Absterben in der Conservirungs-Flüssigkeit hin und her bewegt, wobei natürlich das Flossenstück (und nicht etwa der Wurm) mit der Pincette gefasst wird.

Was nun die Conservirung zum Behufe der Herstellung von Präparaten und zwar zunächst zur Herstellung der für das Studium der Gesamt-Organisation so wichtigen Totalpräparate betrifft, so habe ich nach Durchprobiren verschiedener Reagentien gefunden, dass concentrirte, kalte Sublimat-Lösung (in Seewasser) weitaus am günstigsten wirkt. Die Thiere bleiben ungefähr  $\frac{1}{2}$  Stunde in dieser Lösung, werden hierauf in 70 % igem Alcohol abgewaschen und kommen sodann für einen Tag in ebensolchen mit etwas Jod versetzten Alcohol, weiter für je 1 Tag in solchen von 90 und 100 %, wenn sie in Balsam eingeschlossen werden sollen. Etwaige Färbung kann entweder vor der Übertragung aus Alcohol von 70 in den von 90 % oder aus dem von 90 in den von 100 % vorgenommen werden. Die besten Resultate habe ich mit dem MAYER'schen Hämacalcium und Hämalaun erhalten. Hämacalcium liess ich ungefähr  $\frac{1}{2}$  Stunde auf die Thiere einwirken, zog dann ungefähr 3 Stunden mit in 70 % igem Alcohol gelöstem Aluminium nitricum aus, wusch in reinem 70 % igem Alcohol ab und übertrug sodann die Präparate je nach dem beabsichtigten Einschlusse in stärkeren Alcohol etc. In Hämalaun liess ich die Würmer ebenfalls  $\frac{1}{2}$  Stunde, zog sodann 3—4 Stunden mit 1 % igem Alaunwasser aus, wusch in destillirtem Wasser ab und liess bis zum Eintritt der Färbereaction Brunnenwasser einwirken. Hierauf erfolgte dann, je nach der Natur des Einschlusses, die weitere Behandlung.

Auch für die Herstellung von Schnittpräparaten erwies sich die  $\frac{1}{2}$ -stündige Einwirkung concentrirter, kalter Sublimat-Lösung (in Seewasser) als weitaus am besten. Zum Färben benutzte ich ausschliesslich Hämacalcium. Wurde das ganze Stück gefärbt, so liess ich die Farblösung 3—4 Stunden einwirken und zog sodann ein paar Minuten in Aluminium nitricum aus; erfolgte dagegen die Färbung erst an den Schnitten, so genügten 15 Minuten, wobei etwaiger Überfärbung durch entsprechendes Ausziehen in Aluminium nitricum abgeholfen werden kann. Nachdem die Schnitte in 70%igem Alcohol abgewaschen, kommen sie (resp. die mit ihnen bedeckten Objectträger) in 90%igen Alcohol, in welchem etwas Eosin gelöst ist, und bleiben darin zum Behufe der Doppelfärbung etwa 15 Minuten. Hierauf erfolgt Abwaschen in Alcohol von 90 oder 100% je nach dem beabsichtigten Einschlusse.

Zum Einschliessen habe ich von Harzen hauptsächlich in Xylol gelösten, neutralen Canadabalsam benutzt; in nicht neutralem Balsame gehen die Färbungen sehr bald zu Grunde. Aus dem absoluten Alcohol kamen die zum Einschlusse bestimmten Präparate, und zwar gleicherweise die ganzen Thiere, wie die Schnitte, zunächst in Cedernöl, hierauf in Xylol und schliesslich in Xylolbalsam. Für das Studium mancher Structuren sind oft minder stark brechende Medien vorzuziehen, und aus diesem Grunde wurden auch noch andere Einschlussmittel verwendet. So das VOSSELER'sche venetianische Terpentin, welches zugleich den grossen Vortheil hat, dass man die Präparate, mit Umgehung des Alcohol absolutus und der ätherischen Öle, direct aus dem 90%igem Alcohol übertragen kann, freilich auch den Nachtheil, dass es noch nicht gelungen ist, es neutral herzustellen. Ferner Glycerin in verschiedener Concentration. In dieses können die Thiere entweder direct aus der Sublimatlösung (nachdem sie in mit Glycerin versetztem Wasser ausgewaschen) oder aber erst nachdem sie den Gang durch Jodalcohol etc. gemacht haben und gefärbt worden sind, übertragen werden. Glycerin mit letzterer Vorbehandlung eignet sich besonders gut für das Studium aller Muskeln, wobei als Färbung Essigsäurecarmin (2 Minuten) und Picrinsäure-Alcohol (1 Minute) zu empfehlen ist. So behandelte und gefärbte Präparate können auch in venetianisches Terpentin eingeschlossen werden. Fügt man dem Glycerin einen Tropfen 1% Kalilösung zu (bei welchem Einschlusse man natürlich auf Färbung verzichtet), so werden die Gewebe, besonders aber die Muskeln sehr durchsichtig. Besonders günstig wirkt aber der Kali-Zusatz, wenn man Thiere autotomisch in ihre Segmente zerlegen will. Es genügt oft ein kräftiger Druck, um solchen Zerfall herbeizuführen. Aber auch mit Sublimat und Alcohol conservirte und gefärbte Thiere lassen sich (wenn auch weniger leicht) derart zerlegen und bieten den Vortheil, dass sie auch nach Wunsch in Harze eingeschlossen werden können. Je länger die Thiere in Alcohol gelegen haben, um so leichter gelingt die Zerlegung.

Wenn man lebende Thiere in durch Methylenblau gefärbtes Seewasser bringt, so wird schon nach kurzer Zeit der Farbstoff ungemein begierig durch die Hautzellen aufgenommen. Werden dann die so gefärbten Thiere in reines Seewasser zurückversetzt und ungefähr einen Tag darin gehalten, dann lassen sich die den Farbstoff zurückhaltenden, oberflächlich gelegenen Organe, insbesondere aber die Haut sehr gut studiren. In viel kürzerer

Zeit kommt man aber zum gleichen Ziele, wenn man die Thiere in eine 1<sup>0</sup>/<sub>100</sub>ige Lösung von Methylenblau in <sup>3</sup>/<sub>4</sub>%iger NaCl-Lösung bringt, etwa 1 Stunde darinnen lässt und dann mit <sup>3</sup>/<sub>4</sub>%iger NaCl-Lösung auswäscht. Die Thiere sterben zwar sogleich bei solcher Behandlung, bleiben aber Tage lang frisch und durchsichtig, indem zugleich die anfangs oberflächliche Färbung immer tiefer dringt. An solchen Präparaten erst gelang es mir die Nephridien zu zeichnen, allerdings als negatives Bild, indem Alles um sie her gefärbt war, nicht aber, oder doch nur geringfügig, sie selbst. Und fast ebenso renitent verhält sich das Nervensystem, zu dessen Studium ich die Methylenversuche hauptsächlich unternommen hatte.

Um die Parasiten vom Aale abzunehmen, empfiehlt es sich, diesen mit einer kräftigen Zange am Kopfe zu fassen und den Kopf abzuschneiden. Man lässt nun den Fisch zunächst verbluten und schneidet dann erst die mit den Würmern besetzten Flossenstücke aus. Einem Theil der Parasiten gelingt es seine Stilette aus den Flossenstücken zu befreien, einem anderen Theil dagegen gelingt das nicht. Wenn daher letztere zur Untersuchung gebraucht werden, so müssen ihre Stilette aus den Flossen präparirt oder abgerissen werden.

---



## II. Systematik und Chorologie nebst einem Anhang über den Parasitismus der Polychäten.

---

### 1. Systematik.

*Ich.* ist keine jener Formen, welche auf den ersten Blick hin ihre Familien-Zugehörigkeit erkennen lassen. Insbesondere haben die Rückbildung fast aller prostomialer Anhänge und die Umbildung des Stomas in Saugnapf und Saugmund dazu beigetragen, solche Erkenntniss zu erschweren. Indessen, die im vorhergehenden Theile enthaltene Bearbeitung der Anatomie und Morphologie hat doch in Bezug auf die meisten Organsysteme Thatsachen ergeben, aus welchen ungezwungen hervorging, dass als nächste Verwandte unseres Parasiten die Familie der Syllideen in Betracht kommt. Diese dort zerstreut stehenden Thatsachen sollen nun hier zunächst in der Reihenfolge der Organsysteme kurz zusammengefasst und zugleich alle jene Charaktere hervorgehoben werden, welche für *Ich.* charakteristisch sind. Aus solcher Gegenüberstellung aber müssen sich dann die für die systematische Einreihung unseres Parasiten entscheidenden Schlüsse ergeben.

In dem die **allgemeine Körperform** etc. behandelnden Abschnitte wurde gezeigt, dass bei den Syllideen in ganz ähnlicher Weise Bewimperung erwachsener Formen vorkommt, wie sie von *Ich.* beschrieben wurde. Was aber viel wichtiger ist: am scheinbar anhangslosen Prostomium des letzteren haben sich ausser den in eine Grube zurücklegbaren medianen (rudimentären oder reliquiären?) Antennen auch dorso-laterale und ventro-laterale Hautverdickungen nachweisen lassen, welche als nicht mehr zur Ausbildung gelangte also rudimentäre Anlagen lateraler Antennen und Palpen erkannt wurden. Da nun für die Syllideen der Besitz von 1 Paar Palpen, 1 Paar lateraler Antennen und einer medianen Antennen nebst 1—2 Paar Fühlercirren charakteristisch ist, so herrscht, wenn wir davon absehen, dass die mediane Antenne der Syllideen bei *Ich.* durch eine Doppelbildung vertreten ist, im Übrigen vollkommene Übereinstimmung in Bezug auf die prostomialen Anhänge.

Auch die geringe Dicke, einfache Structur und Durchsichtigkeit der **Haut** von *Ich.* ist ein Syllideen-Charakter.

Die **Muskulatur** des Stammes verhält sich bei *Ich.* insofern abweichend vom Anneliden-Typus überhaupt, als die Längsmuskulatur nicht zu paarigen, dorsalen und ventralen, mehr oder weniger mächtig in das Cölom vorspringenden Massen zusammengedrängt ist, sondern dass flächenhaft Bündel neben Bündel verlaufen, und zwar dorsal continuirlich gitterförmig nebeneinander, ventral zu 3 Zügen (2 lateralen und 1 medianen) gruppiert. Während nun dies continuirliche gitterförmige Nebeneinander der dorsalen Stränge bei den Polychäten ganz vereinzelt dasteht, fand sich für die Gruppierung der ventralen Stränge zu 3 statt 2 Zügen in der Literatur noch ein ähnlicher Fall, und zwar der von MALAQUIN von Syllideen als »faisceau ventral surnervien« beschriebene Muskel. Die Ringmuskeln von *Ich.* sind in hohem Maasse eigen thümlich: durch ihre Spaltung in dorsale und ventrale Halbreifen, sodann durch die Paarigkeit der vorderen und hinteren dorsalen, bei der Autotomie wirksamen (Autotomuskeln).

Vom **Darmkanal** ist in erster Linie die Umbildung des Stomas hervorzuheben. Wir haben gesehen, dass seine vordere Region in einen noch aufhebbaren Saugnapf und seine hintere in einen von einer euticularen Neubildung, dem Mundkegel, umrahmten Saugmund umgewandelt ist, dass also der typische Annelidenmund im Rande des Saugnapfes zu suchen ist. Diese Umbildung ist die tiefstgehende, welche unser Parasit in Anpassung an seine Lebensweise erfahren hat, indem sie einzig in der Polychätengruppe dasteht. Auch der aus 2 Abtheilungen bestehende Pharynx von *Ich.* schien zunächst ein solch vereinzelt Vor kommen darzustellen; aber, durch die vielfachen anderen Syllideen-Beziehungen aufmerksam gemacht, vermochte ich, in ihm ein nicht weiter entwickeltes, speciell für die Syllideenlarven charakteristisches Stadium zu erkennen, jenes Stadium, welches MALAQUIN als »dipharyngäres« beschrieben hat. Erst aus diesem dipharyngären Stadium sprossen die für die Syllideen so charakteristischen übrigen Vorderdarm-Abtheilungen, Theile, welche eben in der Lebensweise von *Ich.* keine Verwendung mehr finden. Der Doppelpharynx von *Ich.* repräsentirt demzufolge ein permanent gewordenes Larvenorgan der Syllideen, also ein neotenisches Organ. An Syllideen musste auch sofort die Bewaffnung dieses Pharynx, die Stilette oder die Stilettscheere, erinnern, weil ja gerade aus dieser Familie schon zahlreiche mit ähnlichen Waffen ausgerüstete Arten bekannt waren. Aber nahezu alle diese haben nur Ein unpaares Stilett und eventuell auch noch im Umkreise der Pharynx-Mündung eingepflanzt stehende Zahnkränze, so dass man die Stilettscheere von *Ich.* entweder als verdoppeltes Stilett oder aber als Residuum eines Zahnkranzes zu begreifen hätte suchen müssen. Nahezu, aber nicht alle; denn wie schon oben p. 57 in Anbetracht der hohen Bedeutung des Factums für unsere Darlegungen betont wurde: Ein wahrhaft glücklicher Zufall hat wenigstens zur Kenntniss Einer unzweifelhaften Syllidee mit 2 Stiletten geführt, nämlich zu der von *Gnathosyllis diplodonta* Schmarda (61, p. 69). SCHMARDA hat die vordere Körperregion, einen Theil des Darmkanals sowie die Borsten dieser Species abgebildet und diese seine Abbildungen documentieren eine durchaus typische Syllidee. Ausserdem hat er aber das, was von allen bisher bekannten

Syllideen so stark abwich, nämlich das sogenannte Kieferpaar abgebildet. Und wenn man nur diese seine Abbildung, welche ich hier reproducire, um  $180^\circ$  dreht, so bekömmst man 2 Gebilde zu Gesicht, welche in hohem Maasse mit den Stiletten von *Ich.* übereinstimmen. SCHMARDA hatte demnach das Hintertheil der Stilette, die gabelförmigen Stiele, irrthümlich für die Schneiden oder Backen gehalten, daher auch der Speciesname »diplodonta«. Wie gross nun aber auch die Übereinstimmung zwischen den beiderlei Stiletten in Bezug auf die allgemeinen Form-Verhältnisse sein möge, zwei Unterschiede fallen doch sehr in die Augen: es fehlen nämlich den Stiletten von *Gnathosyllis* sowohl die Zähne oder Widerhaken, als auch die Gelenke, und aus diesem Mangel lässt sich der bedeutsame Schluss ziehen, dass diese Stilette weder zu einer Stilettenscheere combinirt werden, noch in der angestochenen Beute (oder in dem angestochenen Feinde?) stecken bleiben können, womit ja auch übereinstimmt, dass Stoma, Pharynx und prostomiale Anhänge von *Gnathosyllis* ein ganz normales, typisch syllideenhaftes Ansehen darbieten. Gerade deshalb wäre es aber von hohem Interesse zu wissen, wie und wo im Pharynx von *Gnathosyllis* diese Stilette befestigt sind, welcherlei Muskulatur sie bewegt, und wie sie fungiren. Im biologischen Theile dieser Schrift (siehe unten p. 179) habe ich die Beobachtungen angeführt, aus welchen hervorgeht, dass das bei den Syllideen so verbreitete, im Pharynx befestigte, unpaare Stilett (der Zahn) eine formidable Waffe repräsentirt; fungiren die schlanken, löffelförmigen, paarigen Stilette von *Gnathosyllis* in ähnlicher Weise? Für die Beantwortung dieser sowie noch vieler anderer, im Hinblick auf die bei *Ich.* eingetretenen Umwandlungen wichtiger Fragen wäre die Wieder-Auffindung und genaue Untersuchung von *Gnathosyllis* überaus wünschenswerth. Leider gibt SCHMARDA (l. c. p. 69) als Fundort nur an: Atlantisches Meer, unter Steinen an der Grenze der Ebbe. Von den Altmeistern der Annelidenforschung hat die Mehrzahl dem SCHMARDA'schen Funde in ihren systematischen Aufstellungen Gerechtigkeit widerfahren lassen. So sagt EHLERS (64, p. 205): »Nur die Gattung *Gnathosyllis* (SCHMARDA) hat 2 Kiefer; ein vereinzelt Vorkommen, wie wir das auch bei den Hesioneen kennen«; und weiterhin p. 222: »*Gnathosyllis* (SCHMARDA). Die Gattung ist durch die beiden im Rüssel stehenden zweizähligen Kiefer hinlänglich charakterisirt.« Auch QUATREFAGES führt in seiner Naturgeschichte der Anneliden (65, p. 16) die SCHMARDA'sche *Gnathosyllis* ohne Beanstandung mit Genus- und Species-Definition auf, und GRUBE, in seinen *Annulata Semperiana* (78, p. 110) reiht sogar das Vorkommen von 2 Kiefern seiner Familien-Diagnose ein, indem er in Bezug auf den Darmtractus sagt: »Initium tractus intestinalis vagina pharyngea invertenda, tubum pharyngeum projiciendum obducens, spiculo brevi vel maxillis 2 vel corona dentata armatum etc.« Einer der Altmeister hingegen, CLAPARÈDE, hielt es in seiner Bearbeitung der Syllideen (64, p. 65) wie für selbstverständlich, die SCHMARDA'schen Beschreibungen überhaupt ignoriren zu sollen, und zwar mit den Worten: »Il était inutile, en particulier, de faire entrer en ligne de compte les genres exotiques établis par M. SCHMARDA.«

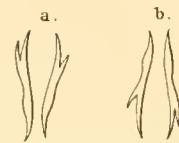


Fig. 22. Sogenannte Kiefer von *Gnathosyllis diplodonta* nach SCHMARDA (61, p. 69): a genau nach SCHMARDA, b um  $180^\circ$  gedreht, conform der Stellung der Stilette von *Ichthyotomus*.



Die jüngeren Bearbeiter der Syllideen-Systematik haben sich nun nicht etwa ihren zuerst genannten 3 Vorgängern, sondern CLAPARÈDE angeschlossen, indem sie in der unverdienten Geringschätzung SCHMARDA's noch weit über den Genfer Zoologen hinausgingen. So sagt LANGERHANS, dem wir eine vortreffliche Revision der Syllideengruppe zu verdanken haben (79, p. 515): »Ich sehe bei meiner Behandlung der Syllideen ganz ab von den SCHMARDA'schen Arten, darin CLAPARÈDE folgend. Denn dieselben können zu den verschiedensten Geschlechtern gehören und erst eine erneute Beschreibung kann sie verwerthbar machen.« Und MALAQUIN gar, dessen Syllideen-Monographie mir im Übrigen so viele Dienste geleistet hat, führt, unter vollständiger Nichtachtung der von SCHMARDA gegebenen Figuren und Diagnosen, *Gnathosyllis* als Synonym von *Syllis* Savigny auf, welches Genus durch: »trompe armée d'une grosse dent unique antérieure«, also gerade durch die Einzabl des Stilettts charakterisirt wird; als ob SCHMARDA die von ihm abgebildeten 2 Stilette als seine eigene Erfindung hingezeichnet hätte!

Wenn ich im Vorstehenden die literarischen Schicksale der SCHMARDA'schen *Gnathosyllis* etwas eingehend geschildert habe, so bedeutet das keineswegs ein Abschweifen vom eigentlichen Thema; denn, wie schon hervorgehoben wurde: die Existenz einer typischen Syllidee mit paarigen Stiletten ist für das Verständniss desjenigen Körpertheils von *Ich.*, von welchem seine ganze Organisation beherrscht wird, nämlich für das Verständniss seiner Stiletttscheere von der höchsten Bedeutung. Zugleich lehrt der geschilderte Fall, welcher Schaden daraus erwachsen kann, wenn unbequeme Facta todt geschwiegen oder gewaltsam dahinein gezwungen werden, wo sie nicht hingehören.

Es bleibt nun noch übrig, den Mitteldarm in's Auge zu fassen. Seine starken segmentalen Einschnürungen entsprechen einem exquisiten Syllideen-Charakter, und auch für seine septalen Sphincteren fanden sich in dieser Familie entsprechende Fälle. *Ich.* eigenthümlich sind hingegen die Divertikel, welche sich in jedem Segmente von den Mitteldarm-Taschen in die Parapodien und Cirren hinein erstrecken, und durch welche dieser Mitteldarm eine so immense Oberflächen-Vergrößerung erfährt.

Auch die mächtigen **Schlunddrüsen** sind für die Syllideen-Beziehungen von *Ich.* bezeichnend. Nur dass bei *Ich.* diese Drüsen, der Umwandlung seines Stomas entsprechend, nicht in den Schlund oder auf den Papillen des Schlundes, sondern an der Basis des im Grunde des Saugnapfes gelegenen Mundkegels münden, und dass ferner das Secret dieser Drüsen, entsprechend der eigenthümlichen Ernährungsweise des Parasiten die Fähigkeit hat, anticoagulirend auf das Blut der Wirths einzuwirken, daher ihr Name hämophile Schlunddrüsen.

Die **serialen Drüsen**, von welchen in der Regel nur diejenigen des 1. Segmentes zu vollständiger Ausbildung gelangen und dann ebenfalls ein hämophiles Secret liefern, sind nicht nur bei den Syllideen, sondern auch bei den Polychäten überhaupt bis jetzt nicht nachgewiesen worden, bilden also eines der Characteristica von *Ich.*

Seine **Spinndrüsen** dagegen sind in ähnlicher Lage und Function, speciell in der Familie der Syllideen als sogenannte Fussdrüsen weit verbreitet.

Auch die monostichen uniremalen **Podien** von *Ich.* erinnern zumeist an jene der Syllideen, besonders auch, was ihren Flimmerbesatz und ihre Stilode betrifft. Die Borsten bieten

zwar theilweise die Eigenthümlichkeit dar, dass sie hand- statt sichelförmig erscheinen; aber es haben sich sowohl Übergänge beider Formen bei *Ich.* als auch die Neigung zu ähnlicher Umwandlung der Sichel- in die Handform bei Syllideen gefunden. Besondere Beachtung verdient, dass auch in Bezug auf die ungeahnt complicirte Muskulatur der *Ich.*-Podien gewisse Syllideen Übereinstimmendes darbieten. Charakteristisch für *Ich.* ist die bedeutende Volumenfaltung der Cirren, offenbar hervorgerufen durch die sie hauptsächlich ausfüllenden Darmdivertikel.

Das **Nervensystem** von *Ich.* bietet zwar die Eigenthümlichkeiten dar, dass der Bauchstrang strickleiterförmig angeordnet und mit 2 Paar Ganglien in jedem Segmente ausgerüstet ist; aber es wurde schon in dem dieses Organsystem behandelnden Abschnitte (oben p. 119) ausgeführt, dass speciell diesen Formationen sowie dem Nervensystem überhaupt in der Polychätengruppe keine hohe systematische Bedeutung zukommt. Zu betonen wäre hier nur, weil wahrscheinlich durch die parasitische Lebensweise verursacht, die unverkennbare Asymmetrie des Gehirns und Subösophagealganglions von *Ich.*

Was die **Sinnesorgane** betrifft, so haben sich die Sehorgane von *Ich.* zwar in Bezug auf ihre Structur als den Blasenaugen der Syllideen am nächsten kommend erwiesen; aber in Bezug auf ihre Zweizahl weichen sie von dieser Familie ab, indem für letztere 2 in Form eines Trapezes gestellte Augenpaare typisch sind. Eine Ausnahme existirt indessen. Die von Mc INTOSH (75, p. 502) beschriebene *Ancistrostylis groenlandica* nämlich, sowie eine zweite Art dieser Gattung, die von LANGERHANS (81, p. 107) beschriebene *A. Albini*, nach MALAQUIN (93, p. 65) Exogoneen-ähnliche Thiere, haben nur Ein Paar Augen. LANGERHANS war geneigt, *A.* für den ältesten Tribus der Syllideen zu halten, und auch MALAQUIN sieht jene Gattung für eine der interessantesten an, weil ihr Vorderdarm Larven-Charaktere darbietet. Wenn wir in Bezug auf diesen letzten Punkt uns erinnern, dass der Vorderdarm von *Ich.* über den dipharyngären Larvenzustand überhaupt nicht hinauskommt, so gewinnt das Zusammentreffen der Augen-Reduction auf 1 Paar sowohl bei *Ich.*, als auch bei *A.* eine tiefere Bedeutung: es könnte nämlich ursprünglich den Syllideen nur 1 Augenpaar eigenthümlich gewesen sein.

Die bei den Syllideen sehr verbreitet vorkommenden Wimperorgane erreichen zwar bei *Ich.* nicht mehr ihre volle Ausbildung, lassen aber doch, selbst in ihrem rudimentären Zustande, sich noch unschwer als solche erkennen. Die Receptoren der Podien hier heranzuziehen, muss ich mir versagen, weil das Vergleichsmaterial noch zu dürftig ist. Gleiches gilt für die Tango-Receptoren der Ventralorgane.

Sehr übereinstimmend mit den gleichnamigen Organen der Syllideen erwiesen sich die **Nephridien** von *Ich.*, wogegen das Vorkommen von Genitalschläuchen bisher in jener Familie noch nicht festgestellt worden ist.

In Bezug auf das **Cölom** erinnert *Ich.* insofern an Syllideen, als auch bei diesen die typischen Unterabtheilungen sowie die peritonealen Membranen nur in sehr geringem Maasse ausgebildet sind. Ebenso entspricht dem Mangel eines **Blutgefässsystems** bei *Ich.* die überaus schwache Entwicklung dieses Systems in der ganzen ihm verwandten Familie, und beiden gemeinsam ist auch der Mangel besonderer **Respirationsorgane**; denn der einzige in der

Literatur verzeichnete Fall, nämlich der von EHLERS (87, p. 148) als Kieme beschriebene, podiale Fortsatz von *Branchiosyllis* kann wohl in streng morphologischem Sinne auf solchen Namen keinen Anspruch erheben.

Schliesslich bleibt noch der **Fortpflanzungsweise** zu gedenken, welche bei der Mehrzahl der Syllideen durch das Alterniren geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Generationen so charakteristische Modificationen hervorgerufen hat. Angesichts der häufigen durch Autotomie verursachten Verstümmelungen, sowie angesichts der darauf erfolgenden Regenerationen, war ich im Anfange meiner Untersuchung darauf gefasst, auch bei *Ich.* neben der geschlechtlichen auf eine ungeschlechtliche Generation zu stossen; aber diese Erwartung hat sich nicht erfüllt: nie ist mir ein in Theilung oder Knospung befindliches Thier zu Gesicht gekommen.

Können wir nun, gestützt auf das Vorhergehende, *Ich.* schlechtweg als Syllidee bezeichnen und dieser Familie einreihen?

Sehen wir zur Beantwortung dieser Frage vor Allem einmal zu, was für die Syllideen als besonders bezeichnend gilt, welche Charaktere zur Familien-Diagnose etc. Verwendung fanden. Ich wähle zu diesem Behufe von älteren Autoren EHLERS und von den neueren LANGERHANS und MALAQUIN.

EHLERS Diagnose (64, p. 203) lautet: »Syllidea (Grube char. emend.) Körper meist gestreckt, abgeplattet, aus zahlreichen Segmenten zusammengesetzt. Kopflappen deutlich abgesetzt, mit Augen und Fühlern, oft auch mit Palpen; seitliche Fortsätze der Segmente häufig, mit Ausnahme der ersten, einfache kurze Ruder mit Acicula und einem Bündel zusammengesetzter Borsten, bei bestimmten geschlechtlichen Formen oft mit einem zweiten Bündel Haarborsten, Cirren tragend. — Der vorstülpbare Rüssel besteht aus einer kurzen Rüsselröhre, einer durch Cuticularschichtbildung starren Schlundröhre, und dem darauf folgenden, mit ringförmigen Punktreihen gezeichneten Drüsenmagen\*).

Zur weiteren Unterabtheilung verwendet dieser Autor zunächst die Palpen, die Beschaffenheit des 1. Segments, die Fühlercirren, die podialen Cirren, die Antennen und die Schlundröhre.

LANGERHANS (79, p. 514) charakterisirt kurz die Familie als: »Anneliden mit einer Schlundröhre von Chitin und darauf folgendem Drüsenmagen.« Weiter bildet er nach der Beschaffenheit der Palpen, des Pharynx und des Stiletts 3 Tribus (Syllideae. Exogoneae und Autolyteae) und auch innerhalb der Tribus werden im 1., dem der Syllideen, zur Genusbildung lediglich der Pharynx und seine Bewaffnung, im 2., dem der Exogoneen, nebst den podialen Cirren die Anhänge des Prostomiums, und im 3., dem der Autolyteen, ausser den podialen Cirren und Fühlercirren die Form des Pharynx verwendet.

MALAQUIN's Diagnose endlich (93, p. 61) lautet:

»Segment céphalique pourvu de 5 appendices: 2 palpes antéro-inférieurs, 2 antennes latérales et une antenne médiane impaire. Deux paires d'yeux. Segment post-céphalique ou tentaculaire pourvu, en général, de deux paires de cirres tentaculaires; quelquefois d'une seule paire. Segments suivants pourvus de para-

---

\*) Als Drüsenmagen wurde irrthümlich bis zum Nachweise, dass die vermeintlichen Drüsen Muskeln sind, der hintere Abschnitt des Pharynx, der Proventriculus, bezeichnet.



podes formés d'une seule rame sétigère (rame ventrale) souvent accompagnée d'un cirre dorsal et d'un cirre ventral. La rame dorsale apparaît toujours à l'époque de maturité sexuelle. Pygidium pourvu de deux cirres. Soies variables, simples ou composées. La soie la plus répandue est la soie composée hétérogompe à serpe bidentée. Trompe exsertile, divisée en deux régions: 1° l'antérieure pharyngienne, chitineuse, cylindrique; 2° la postérieure musculaire (proventricule et ventricule) et provenant d'un bourgeonnement secondaire du pharynx larvaire. Reproduction marquée par l'apparition de caractères sexuels secondaires: 1° l'individu se transforme (épigamie) ou bien donne naissance à un stolon (schizogamie).«

MALAQUIN fügt den LANGERHANS'schen 3 Tribus noch einen 4., den der Eusyllideen, hinzu und charakterisirt diese Tribus, etwas abweichend von seinem Vorgänger, je nach dem Vorhandensein der Ventralcirren und Palpen und je nach dem Verschmelzungsgrade der Palpen. Innerhalb der Tribus zieht MALAQUIN zum Behufe der Genusbildung bei seinem 1., dem der Exogoneen, die Fühlereirren, die podialen Anhänge und das Kopfsegment heran; beim 2., dem der Eusyllideen und beim 3., dem der Syllideen, nahezu ausschliesslich den Pharynx und seine Bewaffnung, und beim 4., dem der Autolyteen endlich, die Dorsalcirren und den Pharynx.

Aus diesen verschiedenen Definitionen ergibt sich, dass es eigentlich nur zwei Organ-Kategorien sind, welche in positivem Sinne die Syllideen als Familie den übrigen Anneliden-Familien gegenüber charakterisiren, nämlich die Beschaffenheit des Vorderdarms sowie diejenige der prostomialen Anhänge. Diesem Sachverhalt hat am schärfsten LANGERHANS Ausdruck verliehen, allerdings einseitig, weil er nur den Pharynx berücksichtigte und die Antennen und Palpen vernachlässigte.

Demgemäss wird nun auch die Beantwortung der Frage, ob *Ich.* den Syllideen einzureihen sei oder nicht, in erster Linie von dem Verhalten seiner Prostomium-Anhänge sowie seines Vorderdarmes abhängig sein.

Wir haben gesehen, dass das Prostomium von *Ich.* ausser den in eine Grube zurücklegbaren, medianen Antennen auch noch, in der Form entsprechender Hautverdickungen, die Anlagen von Einem Paar seitlicher Antennen sowie Eines Paares von Palpen, also, wenn wir von der Verdoppelung der medianen Antenne absehen, alle für die Syllideen bezeichnenden Anhänge, wenigstens der Anlage nach, erkennen lässt. Weiter haben wir auch gesehen, dass der zweitheilige Pharynx von *Ich.* einem allen bekannt gewordenen Syllideen-larven gemeinsamen Vorderdarmstadium entspricht, aus welchem erst die für die Familie charakteristischen Pharynx-Abschnitte hervorsprossen; nämlich dem dipharyngären Stadium MALAQUIN's, so dass also auch der Vorderdarm von *Ich.* kein fertiges, sondern ein im larvalen Zustande verharrendes und als solches fungirendes (neotenisches) Gebilde darstellt. Auf Grund dieses Verhaltens lässt sich nun zwar mit grösster Bestimmtheit aussagen, dass *Ich.* ursprünglich eine typische Syllidee war; lässt sich aber auf Grund eben dieses Verhaltens *Ich.* auch heute noch dieser Familie einreihen? Können wir nicht mehr zur Ausbildung gelangte Organanlagen, wie die lateralen Antennen und Palpen, deren Nachweis nur durch günstige mikroskopische Präparate möglich, überhaupt in eine Familien-Diagnose aufnehmen? Können wir in eben dieser Diagnose den so complicirten und charakteristischen Vorderdarm der typi-

schen Syllideen durch ein von ihm durchlaufenes Larvenstadium zum Ausdruck bringen? Sicherlich nicht, denn die heute schon nur noch schwer nachweisbaren Anlagen der Antennen und Palpen werden eines Tages überhaupt nicht mehr zu erkennen sein; und was den zweitheiligen Pharynx betrifft, so muss auch in Bezug auf ihn unverbrüchlicher Ausgangspunkt jedweder systematischer Diagnose der fertige Zustand des Organes bleiben. Wollte man daher *Ich.* zu den Syllideen stellen, so wäre das nur dann möglich, wenn man die bezeichnendsten Aussagen der betreffenden Familien-Diagnose modificirte, das heisst die Diagnose für die Gesamtheit der typischen Syllideen unbrauchbar machte.

Denjenigen Systematikern, welche auf dem Boden der Descendenztheorie stehen, können die im Vorstehenden erwogenen Schwierigkeiten weder überraschend, noch unerklärlich erscheinen. Denn wenn die Arten nicht zielstrebig, unabhängig von einander entstanden, sondern in Anpassung an die äusseren Lebensbedingungen und gegenseitigen Lebensbeziehungen sich ineinander umgewandelt haben, so können nicht nur, sondern, der Theorie gemäss, müssen sogar auch jeweils Formen existiren, bei welchen es schwer hält, auszumachen, ob sie noch den Ausgangsformen zu subsummiren oder aber als neue Formen anzusehen seien. Wäre unsere Einsicht in die Verwandtschaftsverhältnisse eine vollkommene, wären die Übergangsformen in grösserer Zahl vertreten, und läge es nicht im Wesen der Artbildung, dass die Etappen ausgemerzt werden, so müssten wir geradezu zweierlei Systeme haben, nämlich ein praktisch classificatorisches, wo die existirenden Formen beziehungslos, lediglich nach ihrem fertigen Zustande, zum Behufe der Wiedererkennung, und ein zweites, phylogenetisches, wo sie unter Berücksichtigung ihrer Blutsverwandtschaft geordnet wären. Unser gegenwärtiges System beruht auf beständigen Compromissen zwischen beiden, indem eben bald mehr der fertige Zustand, bald mehr die verwandtschaftliche Beziehung berücksichtigt wird.

Allem Vorhergehenden zufolge bleibt uns also nichts anderes übrig, als für *Ich.* eine neue Familie zu errichten, und zwar eine Familie, welche unmittelbar neben der der Syllideen ihren Platz finden muss. Nachdem aber so der Ähnlichkeit oder Verwandtschaft zwischen Ichthyotomiden und Syllideen Ausdruck verliehen ist, werden in der Diagnose der neuen Familie nicht etwa die rudimentären, allmählichem Schwunde anheimfallenden Syllideen-Charaktere, sondern umgekehrt jene hervortreten haben, welche diesen allmählichen Schwund verursachen und daher zugleich die meiste Aussicht haben, sich weiter auszubilden. Das sind aber jene Charaktere, welche sich im Einklang mit der parasitischen Lebensweise von *Ich.* ausgebildet haben, nämlich der aus der Umbildung des Stomas hervorgegangene Saugnapf und Saugmund und der mit der Stiletscheere ausgerüstete Saugrüssel (Pharynx). Und demgemäss wird die Diagnose der Ichthyotomidae folgendermaassen zu lauten haben:

Syllideen-ähnliche Polychäten, deren Stoma rostrad in einen aufhebbaren Saugnapf und caudad in einen von einem cuticularen Mundkegel begrenzten Saugmund umgewandelt ist. Neben dem Mundkegel, in den Saugnapf hinein, münden 2 Paare hämophiliner Schlunddrüsen. Der muskulöse, zweitheilige,

als Saug- und Druckpumpe fungirende Pharynx enthält zwei mit Widerhaken versehene, zu einer Scheere combinirbare Stilette, womit die auf Aalen schmarotzenden und deren Blut saugenden Parasiten sich einbohren und festhalten können. Ihr Mitteldarm ist in jedem Segmente taschenförmig ausgebuchtet, und diese segmentalen Darmtaschen entsenden ihrerseits voluminöse Divertikel in die Parapodien, Dorsalcirren und Ventralcirren. Die Stammes-Längsmuskulatur ist dorsal flächenhaft gitterförmig, ventral flächenhaft zu drei Strängen gruppirt. Die Ringmuskeln bestehen aus Halbreifen, wovon paarige als Autotomuskeln fungiren. Das je nach dem Grade der Saugnapfbildung sich verschieden darstellende Prostomium ist der Träger zweier medianer, stummelförmiger, in eine Hautgrube zurücklegbarer Antennen, und das auf eine präpygidiale Wachsthums- oder Regenerationszone folgende Pygidium ist der Träger zweier kräftiger Urite. 1 Paar Sehorgane in dem asymmetrischen Gehirne. Kein Gefässsystem und keine Respirationsorgane. Autotomie und Regeneration häufig.

Da die im Vorstehenden definirte Familie bis jetzt nur durch Eine Species vertreten ist, nämlich durch *Ichthyotomus sanguinarius*, so nehme ich davon Abstand, aus der Familien-diagnose willkürlich Gattungs- und Artcharaktere auszuwählen, indem ich dafürhalte, dass dies in erspriesslicher Weise erst dann geschehen kann, nachdem noch andere Arten zu unserer Kenntniss gelangt sind, resp. nachdem sich die bis jetzt einzig bekannte Form nachweislich in Rassen oder Arten zu differenziren begonnen haben wird.

## 2. Chorologie.

Da *Ich.* in einer Grösse oder Segmentzahl, wo sonst bei Polychäten noch viele Wandlungen bis zur fertigen Form durchzumachen sind, schon alle die für seine Existenz entscheidenden Organe wohl ausgebildet hat, da, wie wir aus dem Vorhergehenden wissen, nur  $\frac{1}{2}$  mm lange und nur 6 Segmente zählende Juvenes schon eben so, auf den Aalen eingebohrt, Blut saugen, wie die 1 cm langen und fast 100 Segmente zählenden Erwachsenen, so folgt daraus, dass von einer freien, larvalen Existenz bei *Ich.* keine Rede mehr sein kann. Alles drängt eben bei ihm dahin, möglichst rasch das zu erreichen, was seine Existenz allein noch ermöglicht, nämlich die Aalflosse, resp. das Aalblut. Ist aber die Existenz unseres Parasiten schon von der frühesten Jugend an derart an jene seiner Wirthe gebunden, so fallen auch die Fragen nach Vorkommen, Häufigkeit und Verbreitung für Parasiten und Wirthe zusammen. Ich



habe daher gleich im Anfange meiner Untersuchungen Dr. Lo BIANCO gebeten, nach Möglichkeit statistische Angaben über Vorkommen, Häufigkeit etc. der verschiedenen Aale sowohl, als auch über ihre Besetzung mit Parasiten zu sammeln und mir auf Grund derselben einen Beitrag zu meiner Publication zu liefern. Dr. Lo BIANCO ist meinem Wunsche aufs Beste nachgekommen, und ich gebe im Nachfolgenden seine interessanten Beobachtungen zwar unter kleinen Veränderungen der Anordnung, aber in fast wörtlicher Übersetzung seines italienischen Textes wieder.

### Statistischer Beitrag des Dr. Lo Bianco.

#### a. Aale auf welchen Parasiten gefunden wurden.

##### *α. Myrus vulgaris* L.

Dieser am häufigsten und intensivsten durch *Ich.* inficirte Aal kommt an allen Küsten des Mittelmeeres vor; ausserdem aber ist er bisher nur noch im Golfe von Biscaya gefischt worden. Im Golfe von Neapel speciell ist er sehr häufig in der  $\frac{1}{2}$ —1 Kilometer vom Lande entfernten, 10—50 Meter tiefen Detritus-Zone; nur selten wurde er in erheblich grösserer Tiefe angetroffen. In der aus einer Mischung von feinem Sande und Schlamm bestehende Unterschicht jener Zone pflegt er sich ganz oder doch bis zum Kopfe einzugraben, und da in dem vorwiegend aus angeschwemmten Pflanzenresten bestehenden Detritus massenhaft Thiere ihre Nahrung und Brutorte suchen, so fehlt es auch unserem Aale nicht an günstigen Ernährungsbedingungen. Wegen seiner grossen Gefrässigkeit, und auch, weil er so leicht nach dem Menschen schnappt, nennen ihn die neapolitanischen Fischer Schlange (*serpe*). Auch im Golfe von Pozzuoli kommt er in den eben geschilderten Ufergründen vor. Einmal im Oktober wurden ferner 3 von *Ich.* inficirte Exemplare in dem als »Ammontatura« bekannten Fangorte, einer sehr ausgedehnten, schlammigen, bis 150 m tiefen Einsenkung zwischen der Secca Gajola und Secca di Benda Palummo gefischt. Verschiedene Male endlich war er unter den Fängen der »Paranze«, d. h. der von 2 Segelböten durch Tiefen von 20—150 m gezogenen Schleppnetze. *Myrus* ist einer der wenigen Fische, die, wenigstens von den Fischern der Neapler Küste, nicht gegessen und daher auch, wenn in die Netze gerathen, in der Regel wieder in die See geworfen werden. Es sind die so zahlreichen und feinen, die Muskulatur durchsetzenden Gräten, welche sehr unangenehm im Gaumen und nicht unbedenklich im Magen wirken. Gleichwohl erscheint er zuweilen auf dem Markte, um den Unerfahrenen als *Conger* verkauft zu werden. Die grössten mir zu Gesicht gekommenen Exemplare aus dem hiesigen Golfe waren 70—75 cm lang; die Durchschnittslänge beträgt aber 50—60 cm. Die Tags über im Sande vergrabenen Thiere schwimmen Nachts, auf Beute ausgehend, umher. Aus diesem Grunde ist auch der Fang, sei es vermittelt der Schleppnetze, sei es vermittelt des

»Palangreso« (Apparat mit hunderten von Angelschnüren), bei Nacht am ergiebigsten. Indessen, da *Myrus*, ebenso wie die übrigen Muränoiden, sehr feine Geruchsorgane hat, so hält es auch bei Tage nicht schwer, insbesondere mittels des Palangreso, ein paar Dutzend Thiere zu fischen. Der witternde Aal verschlingt die dargebotene Beute mit solchem Ungestüm, dass Köder sammt Angel in den Magen gerathen, wo sich die letztere festhakt. Weniger fresslustig ist *Myrus* in der kalten Jahreszeit, wo er auch selten anbeisst, oder, wenn er es thut, so wenig energisch, dass Angel und Köder in der Mundhöhle stecken bleiben. Der bisher ergiebigste Fang geschah an einem 28. Mai. ungefähr  $\frac{1}{2}$  Kilometer von Palazzo D'Anna entfernt; es erbeuteten da nämlich 2 Fischer in 3—4 Stunden mit dem Palangreso 70 Exemplare. Im Sommer werden unter ähnlichen Verhältnissen häufig 20—50 Exemplare gefischt; wogegen im Winter und Frühling, wie schon angedeutet, der Fang viel weniger ergiebig zu sein pflegt. Ausnahmsweise beissen aber auch in diesen Jahreszeiten zahlreiche Thiere an; denn ich habe an einem 29. März den Fang von 29 und an einem 10. Januar den von 38 Exemplaren notirt. Die Fortpflanzung erfolgt im Sommer. In den Monaten Juni und Juli sind die Ovarien der ♀ vollreif, und von Dezember bis Februar kommen im Plankton der littoralen Strömungen die entsprechenden Helmichthys vor. Diese ca. 7 Centimeter langen Larven waren niemals von *Ich.* besetzt; ich bin denn auch davon überzeugt, dass die Infection erst dann erfolgt, nachdem der junge Aal das pelagische Leben aufgegeben und sich nach dem Meeresgrund begeben hat. Ein Mal nur habe ich einen 23 cm langen jungen *Myrus* mit Einem Parasiten auf der ersten Rückenflosse frei schwimmend gefunden. Was die Häufigkeit und den Ort der Infection betrifft, so entnehme ich meinen Notizen die folgenden Fälle: Von 37 bei Tage im Bereiche des Posilipo gefischten Exemplaren waren alle bis auf 2 inficirt, und zwar schwankte deren Parasitenzahl zwischen 3 und 57. Ein Exemplar hatte, abgesehen von jenen der Flossen, 3 Parasiten an der Kehle, ein anderes Einen am Unterkiefer und 7 Exemplare hatten solche auch an der Brustflosse; alle übrigen Exemplare waren nur an den unpaaren Flossen mit Parasiten besetzt. Unter den oben erwähnten, am 28. Mai ausserhalb Donn' Anna gefischten 70 Exemplaren, welche alle inficirt waren, zählte ich auf einem der grössten Exemplare gegen 100 Parasiten, welche sich ausschliesslich auf den unpaaren Flossen befanden. In der Regel wächst die Zahl der Parasiten mit der Körpergrösse des Wirthes. Von 38 an einem 10. Januar Nachts mit dem Palangreso ausserhalb Via Caracciolo erbeuteten Exemplaren endlich waren alle bis auf 2 inficirt, und unter jenen fand sich der seltene Fall, dass 2 Aale auch mit 5—6 Parasiten seitlich auf der Körperhaut nahe der Brustflosse besetzt waren, ferner hatten 5 auch die Brustflosse besetzt; bei den übrigen dagegen beschränkte sich die Infection, wie gewöhnlich, auf die unpaaren Flossen. Nur wenige Male ist es vorgekommen, dass alle Exemplare eines gegebenen Fanges frei von Parasiten waren. so ein Mal 12 an einem 7. Februar in der Nähe der Loggetta und ein anderes Mal 6 Nachts an einem 16. Juni in der Nähe von Pozzuoli gefischte. Auf Grund meiner Statistik schliesse ich, dass wohl 95% aller *Myrus* von unserem Parasiten mehr oder weniger zahlreich inficirt sind, und dass sich, mit wenigen Ausnahmen, die Parasiten auf den

unpaaren Flossen festsetzen. Weiter lässt sich allgemein aus jener folgern, dass die Infection das ganze Jahr hindurch stattfindet, und dass Wirth und Parasit auch das ganze Jahr hindurch erbeutet werden können.

### β. *Conger vulgaris* L.

Dieser Aal hat eine viel grössere Verbreitung als *Myrus*. Nicht nur an allen Küsten des Mittelmeeres, sondern auch im Atlantischen, Indischen und Pacifischen Ocean ist sein Vorkommen häufig. Im Mittelmeer finden sich mehrere durch ihre Färbung kenntliche Varietäten, von welchen 2 als die häufigsten und ausgesprochensten hervorzuheben sind, nämlich eine sehr dunkle, welche in Felsen nistet (*Conger I*), und eine graue, mit schwarzen Streifen auf den unpaaren Flossen, welche bis zu erheblichen Tiefen die detritischen und schlammigen Gründe bewohnt (*Conger II*). In Neapel wird der culinarisch sehr geschätzte *Conger I* als »Grongo verace« unterschieden. Jahre hindurch fortgesetzte Beobachtung zahlreicher Exemplare hat ergeben, dass er niemals von *Ich.* inficirt wird. Der minder geschätzte *Conger II* dagegen ist häufig inficirt, und zwar sind es solche Thiere, welche der Zone, wo auch *Myrus* haust, entstammen, wogegen sich die aus grossen Tiefen gefischten, bis 2 Meter langen Exemplare stets immun erwiesen haben. *Conger II* gräbt sich zwar nicht wie *Myrus* ein, aber Tags über verbirgt er sich doch ebenfalls zwischen dem Pflanzen-Detritus, um vorwiegend Nachts auf Beute auszugehen. Daher werden auch Nachts, sei es mit dem Schleppnetze, sei es mit dem Palangreso, mehr Exemplare erbeutet als bei Tage. *Conger II* erweist sich viel weniger durch unseren Parasiten inficirt, als *Myrus*, was vielleicht dadurch verursacht wird, dass sich ersterer nicht eingräbt, und auch dadurch, dass er eine viel grössere Verbreitung hat; es kann eben fortwährend ein Nachschub aus nicht inficirten Regionen stattfinden. Von 9 an einem 3. Mai mit der Tartanella (Schleppnetz) ausserhalb der Loggetta gefischten Exemplaren hatten 2 Parasiten auf der Brustflosse, 3 hatten solche auf der Rückenflosse und 4 waren immun. 6 an einem 3. Juni am Strande von Bagnoli gefischte Exemplare waren alle immun. 1 an einem Juli-Tag gefischtes, kleines Exemplar hatte 6 Parasiten auf der Rückenflosse, 1 an einem 20. Oktober von der Secca di Gajola erhaltenes hatte 2 kleine ebenfalls auf der Rückenflosse. 5 an einem 6. Dezember an der Punta di Posilipo gefangene Exemplare waren alle immun. 3 ausserhalb der Stazione Zoologica (Datum fehlt) gefischte hatten endlich alle auf der Rückenflosse 2—4 sehr kleine Parasiten. Aus diesen und noch zahlreichen anderen Beobachtungen ergibt sich, dass *Conger II* durchschnittlich höchstens von 4—6 kleinen Parasiten besetzt ist, und zwar in der Regel auf seiner Rückenflosse.



γ. *Sphagebranchus imberbis* De la R.

Dieser im Golfe seltene Aal lebt vollständig im Sande eingegraben, nahe der Detritus-Zone. Unter mehreren eingefangenen Exemplaren erwiesen sich nur 2 inficirt, und zwar hatte das eine Einen Parasiten unter dem Unterkiefer und das andere Einen auf der 1. Rückenflosse.

Ich habe auch alle übrigen im Golfe vorkommenden Muränoiden auf das Vorkommen von *Ich.* untersucht, jedoch ohne Resultat. Auf Wunsch des Autors gebe ich aber auch über die Lebens-Verhältnisse dieser immunen Arten einige Notizen.

b. Aale, auf welchen keine Parasiten gefunden wurden.

α. *Ophichthys serpens* L.

Auch *Ophichthys* lebt im detritisch-schlammigen Grunde in Tiefen von 20 bis 200 Meter. Er gräbt sich vollständig ein; nur wenn er fresslustig ist, streckt er den Kopf vor. Sein Fang geschieht nicht sehr häufig; zuweilen werden Exemplare im detritischen Grunde der Posilipoküste zusammen mit *Myrus* erbentet. Ferner kommen besonders grosse Exemplare in den 200 Meter tiefen, zwischen Ischia und Capri gelegenen Schlammgründen vor.

β. *Muraena helena*.

Im Gegensatze zum vorigen lebt dieser Aal stets auf felsigen Gründen, sei es in der Nähe der Küste, sei es in Tiefen von 30—200 Meter. Aus den grösseren Tiefen werden meist grosse Exemplare gefischt, wogegen die kleinen und mittelgrossen die minder tiefen Stellen bevorzugen. Tags über hält sich unser Aal in Verstecken auf; Nachts verlässt er diese, um auf Raub auszugehen. Er ist im Golf von Neapel nicht selten; häufiger kommt er aber in dem grossentheils mit Steinen bedeckten Golfe von Pozzuoli vor.

γ. *Conger vulgaris* (I).

Die Lebensverhältnisse dieser dunklen, in Felsen nistenden *Conger*-Varietät wurden schon im Vorhergehenden zusammen mit jenen der hellen beschrieben. —

Aus dieser Statistik L. o BIANCOS ergibt sich, dass unter den Muränoiden des Golfes

von Neapel nur 3 Arten als Wirthe von *Ich.* in Betracht kommen, nämlich *Myrus vulgaris*, *Conger vulgaris* (graue Varietät oder *Conger II*) und *Sphagebranchus imberbis*. Ich konnte mich davon überzeugen, dass die auf diesen verschiedenen Aalen schmarotzenden *Ich.* vollkommen untereinander übereinstimmen, dass es sich also um ein und dieselbe Art unseres Parasiten handelt. Weitaus am häufigsten und zugleich je durch die grösste Zahl von Parasiten inficirt, erwies sich aber *Myrus*, welcher Aal auch zwar nicht durch einen grossen Verbreitungsbezirk, wohl aber durch die Massenhaftigkeit seines Auftretens in den seiner Lebensweise zusagenden Localitäten des Golfes vor den anderen ausgezeichnet ist. Zu dieser seiner Häufigkeit dürfte wohl nicht wenig beitragen, dass sein Fleisch verschmährt und ihm daher von Seiten der Fischer wenig nachgestellt wird. Gegenüber dieser Häufigkeit und Massenhaftigkeit der Infection von *Myrus* muss die von *Conger II* als viel weniger häufig und vor Allem als unvergleichlich weniger massenhaft bezeichnet werden. Und diese geringe Zahl seiner Parasiten pflegte überdies ebenso wie die von *Sphagebranchus* eine auffallend geringe Körpergrösse darzubieten. Wenn man nun bedenkt, dass sich unter den auf *Myrus* angesiedelten Parasiten einen grossen Theil des Jahres hindurch die verschiedensten Stadien bis zu höchster Geschlechtsreife vorfinden, so liegt die Vermuthung nahe, dass *Conger II* sowie *Sphagebranchus* überhaupt nur von solchen *Ich.*, welche keinen *Myrus* aufzufinden vermochten, also von einzelnen, verirrtten Exemplaren, heimgesucht werden, und dass selbst diese, sobald ihnen ein *Myrus* erreichbar, auf einen solchen übersiedeln. In dieser Auffassung wurde ich noch durch die Ergebnisse meiner Infections-Versuche bestärkt. Es gelang mir nämlich, wie im Biologischen Theil (vergl. unten p. 171) geschildert werden soll, sowohl die im Freien nie mit *Ich.* behafteten Muränoiden, als auch eine Reihe anderer Teleostier mit *Ich.* zu inficiren.

Worauf es nun aber beruhen mag, dass *Myrus* von unserem Parasiten derart bevorzugt wird, ob hierfür die Lebensweise des Aales, oder seine Haut- und Blut-Beschaffenheit entscheidend sind, muss vorläufig dahingestellt bleiben.

*Myrus* ist an zahlreichen Küsten des Mittelmeeres und ausserdem im Golfe von Biscaya gefunden worden. Es wäre nun recht wünschenswert, dass auch in allen diesen seinen Fundorten festgestellt würde, ob eine Infection durch *Ich.* vorkommt, und ob es sich eventuell um dieselbe Species des Parasiten handelt. Insbesondere aber gilt das für die letztgenannte ausserhalb des Mittelmeeres gelegene Localität.

---

### 3. Anhang: Über den Parasitismus der Polychäten.

Mehrmals hatte ich in dieser Arbeit hervorzuheben, dass *Ich.* in Bezug auf seine Lebensweise einzig unter den Polychäten dastehe, und zur Begründung dessen soll an dieser hierzu passenden Stelle auch der übrigen in dieser Annelidengruppe mir bekannt gewordenen Fälle von Parasitismus gedacht werden. Wollte man alle Angaben über mehr oder weniger accidentelle Synoekie und accidentellen Commensalismus berücksichtigen, so würde es schwer halten, die Grenze zu ziehen, wo überhaupt ein noch so weit gefasster Begriff von Commensalismus oder Parasitismus einzusetzen hat; denn, wie sich die verschiedensten Würmer gleicherweise im Sande vergraben oder in den Spalten der Schalen, Felsen, Korallen und Steinalgen etc. verbergen, so suchen sie auch zu gleichem Zwecke die schützenden Höhlen anderer Thiere auf, wie das GRUBE seiner Zeit (61, p. 78—86) schon sehr anschaulich dargestellt hat. Zu solch' accidentellen Synoeken oder accidentellen Commensalen sind auch noch die meisten der in den Gastrovascularräumen der Spongien und die im Intestinum der Holothurien (vergl. MONTICELLI 92, p. 248) nistenden Ringelwürmer zu rechnen. Beachtenswerther sind dagegen schon jene Fälle, wo die Synoekie oder der Commensalismus zu einem festen gegenseitigen Verhältnisse geführt hat, wo also ein und dieselbe Synoeken- oder Commensalen-Species auch stets in derselben Wirth-Species (oder doch in Arten und Gattungen derselben Familie) angetroffen wird. Ich will dieses Verhältniss gegenüber der accidentellen als determinirte Synoekie und als determinirten Commensalismus bezeichnen.

Was zunächst die determinirte Synoekie betrifft, so repräsentirt einer der längst bekannten solcher Fälle die schon von DELLE CHIAJE entdeckte Symbiose zwischen *Asteropecten* (und *Luidia*) einer- und der Hesionide *Ophiodromus flexuosus*, sowie der Polynoiden *Acholoe astericola* andererseits, eine Symbiose, auf welche CLAPARÈDE (70, p. 18 und p. 118) in seiner Beschreibung dieser von ihm benannten Gattungen wieder hingewiesen hat. Seitdem sind durch verschiedene Autoren noch zahlreiche andere Polynoiden als Synoeken von Seesternen, Seeigeln und auch als Synoeken anderer Anneliden beschrieben worden. Da aber das meiste hierher Gehörige schon durch SAINT-JOSEPH (88, p. 141—146) zusammengestellt worden ist, so verweise ich auf diesen Autor. Manche der dort aufgeführten Symbiosen werden sich freilich bei genauerer Untersuchung als accidentelle erweisen, wie ja auch SAINT-JOSEPH selbst (l. c. p. 145) sagt: »On peut donc dire que cette cohabitation des Polynoides avec d'autres Annélides est dans leurs mœurs.« Einige mögen sich aber auch umgekehrt, über blosse Synoekie hinausführend, als determinirte Commensalen erweisen. Ja es gilt vielleicht dasselbe für die von mir als determinirte Synoeken aufgeführten *Acholoe* und *Ophiodromus*, für den Fall nämlich, dass sie von der Beute ihrer Wirthe leben sollten, worüber noch keine Beobachtungen angestellt sind. Um unzweifelhafte determinirte Synoekie handelt es sich dagegen bei der vor



Kurzem von MARENZELLER (04a, p. 91) beschriebenen Symbiose zwischen Hydrokorallen und der Polynoide *Lagisca irritans*. »Die locale Reaction der Hydrokoralle« sagt MARENZELLER (04b, p. 82), »auf den lästigen Besuch schafft diesem nur neue Vortheile. Sie führt zur Erzeugung eines Gehäuses, das ihm Schutz und einen behaglichen Aufenthalt gewährt.«

Einen sehr charakteristischen Fall von determinirtem Commensalismus stellt die lange bekannte Symbiose zwischen *Nereilepas* und Paguriden dar. Im Golfe von Neapel ist es *Nereilepas fucata* einer- und *Eupagurus Prideauxii* andererseits, wie ich schon früher in einer den Commensalismus zwischen diesem Krebse und der Actinie *Adamsia* behandelnden Schrift (82, p. 686) zu erwähnen Gelegenheit hatte. Nach ALBERT (86, p. 16) findet sich der Wurm ausser hinter *E. Prideauxii* auch hinter *E. meticulous*, der besonders in den Gehäusen von *Natica* lebt. Die inficirten Exemplare stammten alle aus einer Tiefe bis 15 Meter, während nicht inficirte *Eupagurus* bis 60 Meter tief vorkommen. Eingehend studirt wurde aber diese Symbiose erst durch WIRÉN (88, p. 1—14) an der mit dem nordischen *Pagurus bernardus* zusammenlebenden *N. fucata*, Abart  $\beta$  *inquilina*. Diese unterscheidet sich von der Stammform hauptsächlich durch die schwache Ausbildung des Hautmuskelschlauches, Unfähigkeit zum Schwimmen, sowie durch den Mangel eines heteronereiden Zustandes, was sich Alles auf die eigenthümliche Lebensweise zurückführen lässt. WIRÉN konnte feststellen, dass sich die *inquilina* nie in das Schneckengehäuse begibt, bevor es vom Krebse occupirt ist, und dass sie ferner nur dann freiwillig ihr Vorderende aus dem Gehäuse streckt, wenn der Krebs frisst. COUPIN (94, p. 540—543) hat dann durch Fütterungsversuche nachzuweisen vermocht, dass die Nereide nicht nur an den Mahlzeiten des *Pagurus* participirt, sondern auch diesem oft seine ganze Beute entreisst. Gestützt darauf, meinte dieser Autor, dürfte man fortan den Wurm gar nicht mehr als Commensalen, sondern müsse ihn als Parasiten bezeichnen. COUPIN übersieht aber hierbei, dass das, was diese beiden Kategorien unterscheidet, nicht in dem grösseren oder geringeren Theil besteht, welchen der Commensale von der Beute des Wirthes sich aneignet, sondern darin, dass der Commensale von der Beute des Wirthes lebt, der Parasit dagegen von dem, was der Wirth bereits in sich aufgenommen und verarbeitet hat, also auf Kosten des Wirthes. Von der pacifischen Küste endlich hat HARRINGTON (97, p. 214—221) noch eine andere Nereide, *Nereis cyclurus*, als Commensalen von *Eupagurus armatus* beschrieben. Auch dieser Autor fand bei seiner neuen Art in den hinteren  $\frac{2}{3}$  des Körpers Degenerations-Erscheinungen im Hautmuskelschlauch und ausserdem Modificationen der Borsten. Da sowohl er als WIRÉN unter den Commensalen ausschliesslich  $\varnothing$  antraf, so schloss er, dass die von WIRÉN als  $\beta$  *inquilina* bezeichnete Varietät nur die gewöhnliche epitoke  $\varnothing$ -Form von *N. fucata* repräsentire. Die meisten Autoren, welche sich mit dieser Symbiose beschäftigt haben, kamen zu dem Schlusse, dass der Commensalismus (ähnlich dem zwischen *Pagurus* und Actinie) von wechselseitigem Vortheile, mutuell sein müsse. Schon VAN BENEDEN (69, p. 12) meinte, dass die Nereide ihren Wirth bei seinen aggressiven Beutezügen mit ihren Stechborsten unterstütze und vertheidige. WIRÉN, der festgestellt hatte, dass derselbe *Pagurus*, der eine *Nereis diversicolor* aufgefressen hatte, seinen Commensalen

durchaus unbehelligt liess, fügte der VAN BENEDEN'schen Vermuthung noch die weitere hinzu, dass die Dienstleistung der Annelide auch noch darin bestehen könnte, dass sie den Krebs von Parasiten frei halte. HARRINGTON fand aber, dass die Krebse auch bei Anwesenheit ihrer Anneliden-Commensalen mit Parasiten behaftet sein können. Und was die Unterscheidung zwischen *Nereis diversicolor* und *N. fucata* betrifft, so meint dieser Autor, dass sich die Sache eher dadurch erklären liesse, dass die letztere Nereide dem Pagurus ekelhaft (distasteful) sei. Trotzdem schliesst aber auch HARRINGTON (97, p. 246): »from the above evidence, however, it seems safe to assume that the commensalism is mutualistic.« Ich dagegen halte dafür, dass für den mutuellen Charakter dieses Commensalismus noch kein einziger Beweis erbracht ist. Der der Nereide als Commensalen gebotene Vortheil ist ja augenfällig; aber welcher soll dem *Pagurus* daraus erwachsen? Schliesslich ist es doch nur die Thatsache, dass der Krebs seinen Commensalen schont, welche das Gegenseitigkeits-Verhältniss der Dienstleistungen als so selbstverständlich hat erscheinen lassen. Aber die Thatsache braucht eben nicht darauf zu beruhen; sie lässt im Gegentheil eine ganz andere Erklärung zu, und zwar eine solche, welche auf dem durch HARRINGTON's »distasteful« angedeuteten Gebiete liegt; freilich in umgekehrtem Sinne, wie HARRINGTON meinte. Nicht deshalb nämlich wird der Wurm-Commensale geschont, weil er seinem Wirthe widerlich ist oder schmeckt, in welchem Falle er ja kaum von ihm als Commensale geduldet würde, sondern gerade umgekehrt: er wird geschont, weil er ihm nicht widerlich ist. Ich denke dabei an Erscheinungen, wie die, welche bei den Bienen auf dem sogenannten Nestgeruch beruhen oder, was hier näher liegt, an solche, welche v. ÜXKÜLL in seiner für diese Probleme grundlegenden Arbeit über die Pedicellarien (98, p. 373) als Autodermophilie bezeichnet hat. Jedenfalls ist die Vorstellung, dass die Immunität des Commensalen auf einer der Autodermophilie verwandten Wirkungsweise beruhe, wissenschaftlich befriedigender, als jene, dass der Commensale deshalb geschont werde, weil er den Krebs mit seinen Waffen unterstützt, oder weil er ihm die Parasiten absucht, oder weil er ihm zu schlecht schmeckt. Entsprechende Experimente werden aber die Frage erst zur Entscheidung bringen können.

Ein weiterer Fall von determinirtem Commensalismus, und zwar, weil der Commensale im Inneren des Wirthes haust, im Gegensatze zu dem vorhergehenden Ecto-Commensalismus ein Fall von determinirtem Endo-Commensalismus wird durch die Symbiose zwischen *Ostrea edulis* und der Spionide *Polydora* repräsentirt. WHITELEGGE (90, p. 41—54) fand, dass nur junge Würmer befähigt seien, in die Austern einzudringen, und dass die Existenz jener in der Schale nur dann gesichert sei, wenn ihre Position eine Theilnahme an der Nahrungsaufnahme des Wirthes gestatte. Sehr genau wurde sodann diese Symbiose durch CARAZZI (93, p. 1—45) verfolgt. Es sind nach ihm zwei Commensalen, welche die Auster heimsuchen, nämlich *Polydora ciliata* und *Polydora hoplura*. Erstere dringt in die Austern ein und schädigt sie eventuell schwer, letztere ist eine bohrende Art und wird dem Wirthe weniger gefährlich. In dieser Symbiose kann, nachdem die Schädigung des Wirthes von beiden vorgenannten Autoren gleicherweise constatirt worden, von einer Gegenseitigkeit des Vorthails gar keine Rede sein.



Der Polychäte ist ein Eindringling, der einseitig vom Wirthe Unterkunft sowie Antheil an dessen Nahrungsaufnahme für sich in Anspruch nimmt.

Ich komme nun zu jenen Fällen, wo der Eindringling sich nicht damit begnügt, an der Beute seines Wirthes Theil zu nehmen, sondern aus ihm selbst seine Nahrung schöpft, also parasitisch lebt. Mit Einer Ausnahme handelt es sich bei den Polychäten in allen diesen Fällen um Endo-Parasitismus.

In einer vor ungefähr 4 Jahrzehnten erschienenen Schrift, welche, wie wenige andere, dazu beigetragen hat, der damals ihren Siegeszug antretenden DARWIN'schen Lehre Anhänger zu gewinnen, führte FRITZ MÜLLER (64, p. 29—30) nebst anderen Beispielen, welche nur vom Gesichtspunkte jener Lehre aus verständlich erscheinen, folgende von ihm gemachte Beobachtung an. Als er eine *Lepas anatifera* öffnete, stiess er im Gehäuse dieses Rankenfüssers auf einen blutrothen Ringelwurm, der seinem ganzen Verhalten nach sich als zur Familie der Amphinomiden gehörig erwies, deren Angehörige als treffliche Schwimmer im offenen Meere leben. Dass der Wurm sich nicht zufällig zur *Lepas* verirrt habe, sondern ihr als regelmässiger, bleibender Gast zugehöre, dafür bürge seine im Verhältniss zu dem schmalen Eingange des *Lepas*-Gehäuses erhebliche Grösse, der vollständige Mangel des Regenbogenschimmers der Haut und die Bildung und Stellung der unteren Borsten etc.

»Dass nun aber gerade ein Wurm aus der Familie der im hohen Meere lebenden Amphinomiden in der ebenfalls an Holz, Rohr u. dergl. im Meere fluthenden *Lepas* als Gast sich findet,« schliesst MÜLLER (l. c. p. 30), »ist ohne Weiteres verständlich vom Standpunkte der DARWIN'schen Lehre aus, während die Verwandtschaft dieses Schmarotzers mit den freilebenden Würmern des offenen Meeres völlig unbegreiflich bleibt bei der Annahme, dass er selbständig für den Aufenthalt in der *Lepas* geschaffen wurde.«

Wo immer seitdem die Rede vom Parasitismus der Polychäten war, wurde auch dieser von MÜLLER erwähnte *Lepas*-Parasit aufgeführt, und zwar, entsprechend seiner nicht ausreichenden Charakterisirung als »Amphinomide MÜLLER's«. Ich bin nun, wie gleich aus dem nächst zu schildernden Falle hervorgehen wird, in der Lage, diese Amphinomide MÜLLER's wenigstens als Genus zu identificiren.

Im März 1888 fand Dr. LO BIANCO in der Mantelhöhle einer auf im hiesigen Golfe treibenden Holzstücken befestigt gewesenen *Lepas anatifera* einen blutrothen, spindelförmigen, 25 mm langen, ca. 30 Segmente zählenden Ringelwurm, welchen er mir damals zur Bestimmung übergab. Der ganze Habitus des Thieres, insbesondere die büschelförmigen Kiemen, wiesen sofort auf die Familie der Amphinomiden und die so charakteristischen 5 Kopfanhänge sowie der Mangel einer Karunkel speciell auf *Hipponoë Gaudichaudii* Aud. & Edw. hin. Der Beschreibung von AUDOUIN & EDWARDS (30, p. 156—159) hatte ein den Sammlungen des Pariser Muséum d'Histoire naturelle angehöriges, durch den Botaniker GAUDICHAUD auf einer Erdumsegelung in Port Jackson erbeutetes Thier zu Grunde gelegen. Wie aber der Fang geschehen, ob insbesondere das Thier ebenfalls einer *Lepas* entnommen worden war, darüber existiren keine Angaben. Das mir vorliegende Exemplar stimmte in Bezug auf die meisten Charaktere so vollständig mit der von AUD. & EDW. gelieferten Beschreibung überein, dass über seine Identität mit *H. Gaudichaudii* keine Zweifel aufkommen konnten; immerhin bedurften



aber einige Punkte der Aufklärung. AUD. & EDW. geben an, dass, im Gegensatze zu allen übrigen Amphinomiden, ihre *H.* einrudrige Parapodien habe, erwähnen aber auch, dass auf der Bauchseite von *H.* eine Längsfurche vorhanden sei, und jederseits von dieser Furche eine Reihe von »Poren« sich befinden. Dass aber in Wirklichkeit nicht nur Poren, sondern auch etwas zu den Parapodien Gehöriges vorliege, hat schon QUATREFAGES herausgefunden; denn in seiner Naturgeschichte der Anneliden (65, p. 410) fügt er der Diagnose von *H.* den mit ? versehenen Satz bei: »in abdomine remi inferi loco, depressio quaedam setis uncinisque destituta (?)« und macht weiter die Anmerkung: »je n'ai pu trouver une soie entière à la rame supérieure. ni découvrir trace de soie à l'espèce de pore qui occupe la place de la rame inférieure.« Was QUATREFAGES mit »je n'ai pu trouver une soie entière à la rame supérieure« sagen wollte, ist mir nicht klar geworden; denn dieses dorsale Ruder enthält in dem von mir untersuchten Exemplar, ganz so wie es AUD. & EDW. angeben, eine grosse Zahl feiner Borsten, ähnlich dem Haarfilze der Aphroditeen. Und was »ni découvrir trace de soie à l'espèce de pore« betrifft, so gilt das nur so lange, bis man den im Porus steckenden Stummel unter starker Vergrösserung untersucht; dann aber erweist sich dieser allerdings als mit Borsten besetzt, und zwar mit sehr eigenthümlichen. Das hat schon, wie ich aus MC INTOSH (85, p. 32) ersehe, BAIRD im Jahre 1868 in einer mir leider nicht zugänglichen Abhandlung corrigirt; denn Ersterer sagt: »Dr. Baird has the credit of correcting the erroneous descriptions of his predecessors in regard to the eyes, hooks and other parts.« Weiter ersehe ich aus MC INTOSH, dass BAIRD eine andere Species vorlag, nämlich *H. Cranchii*, welche sich von *H. Gaudichaudii* hauptsächlich durch die Verschiedenheit der Haken und die bedeutendere Grösse der Kiemen unterscheiden soll. Und einer vor kurzem erschienenen Schrift MOORE's endlich (04, p. 794) entnehme ich noch BAIRD's Angabe, dass das Britische Museum Exemplare von *Hipponoë* besitzt, welche theils zwischen Cirripeden auf treibendem Holze bei Madeira, theils innerhalb der Schalen von *Lepas fascicularis* im Bereiche von St. Helena gefunden worden sind. MC INTOSH selbst aber hat in seinem oben citirten Opus eine ausführliche Beschreibung von *H. Gaudichaudii* geliefert, und zwar nach mehreren Exemplaren, welche vom Challenger 100 Meilen nördlich von Bermuda auf einem treibenden Holzstück, und noch 1 Exemplar, welches von derselben Expedition im Nord-Pacifischen Ocean, an *Lepas fascicularis* befestigt, erbeutet worden waren. In Bezug auf die so eigenthümlichen ventralen Parapodien (die Poren der früheren Autoren) äussert MC INTOSH die Vermuthung: »the deep pits with their prominent fleshy margins are probably of importance in keeping the hooks always sharp and uninjured. The latter are perhaps capable of a certain amount of extrusion when the animal wishes to anchor itself to floating timber or other structures.« Endlich hat noch MOORE in seiner oben citirten Publication das Vorkommen von *H. Gaudichaudii* constatirt. Die betreffenden Würmer fanden sich auf mit *Lepas anatifera* besetzten, an die Küste von Vineyard-Sound (Neu-England) getriebenen Holzstücken, theils an der Unterseite dieser, also vom Lichte abgewandt, zwischen Krabben und Nudibranchiern, theils an den Seiten und der Oberseite derselben zwischen den *Lepas*. Vermittelst ihrer starken neuropodialen Haken vermögen sich die trägen Thiere überaus fest anzuheften. Im Übrigen,

sagt Autor, stimmten sie vollständig mit den von AUDOUIN & EDWARDS und Mc INTOSH gelieferten Beschreibungen überein.

Ich selbst habe eine solche vollständige Übereinstimmung des von mir untersuchten Exemplares mit den Beschreibungen meiner Vorgänger nicht in allen Punkten zu constatiren vermocht. Insbesondere nicht in Bezug auf das Verhalten der so eigenthümlich modificirten Neuropodien, von welchen ich eins untenstehend zur Abbildung bringe. Mc INTOSH spricht nur von zweizinkigen Haken; diese sind auch bei meinem Exemplar vorhanden, und zwar zu je 6—8 in drei schief zur Principalachse gerichteten Reihen geordnet; ausserdem fand ich aber am dorsalen Ende des Stummels Eine Reihe parallel der Principalachse gerichteter, schlanker Borsten, welche distal herzförmig enden (Textfigur 24). Diese Endigungen

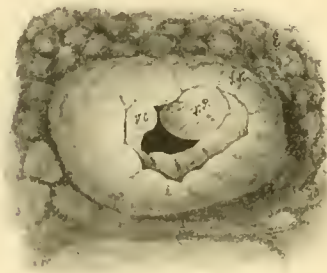


Fig. 23. 3. Neuropodium rechter Seite von *Hipponoe Gaudichaudii*. E. Epidermis, S.N. Saugnapf-ähnlicher Hautwulst, N.P. Neuropodium mit Haken, V.C. Ventralcirrus. Vergrößerung 80/1 (auf d. Hälfte red. = 40/1).

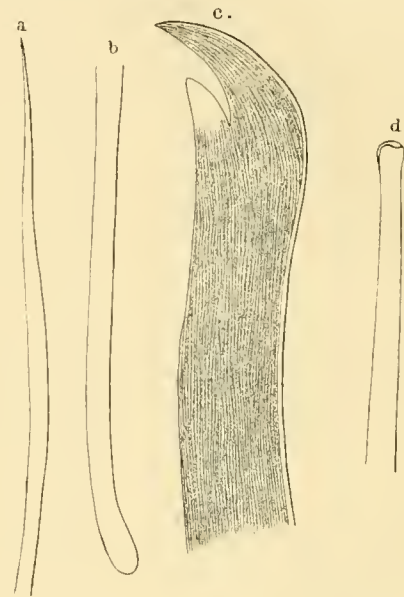


Fig. 24. a Spitze, b Schaft einer Haarborste aus dem Notopodium, c zweizinkige Hakenborste, d gablig endende Borste aus dem Neuropodium von *Hipponoe Gaudichaudii* 330/1.

sind überdies etwas eingebuchtet, so dass sie, insbesondere in der Profilansicht, gabelförmig erscheinen. Weiter habe ich am ventralen Ende des Stummels einen winzigen hutpilzförmigen Anhang gefunden, der nichts Anderes sein kann, als ein reliquiärer\*) Ventralcirrus. AUDOUIN & EDWARDS, die nur Ein Ruder als vorhanden annahmen, bezeichneten den im Bereiche des ventralen Endes dieses Ruders eingepflanzten, wohl ausgebildeten Cirrus als Ventralcirrus. Schon den, der in den »Poren« auch nur die Vertreter ventraler Ruder vermuthet hatte, musste diese Bezeichnung stutzig machen; denn die Regel ist ja, dass der Ventralcirrus ventral vom Neuropodium und der Dorsalcirrus dorsal vom Notopodium eingepflanzt steht. Es musste darauf hingewiesen werden, dass dieser ventral stehende Cirrus nicht einen Ventral-

\*) Über die Bedeutung dieses Terminus vergl. oben p. 5 Anmerkung.

cirrus schlechtweg, sondern einen ventralen Cirrus des Notopodiums repräsentire. Nachdem nun ein in Bezug auf die Lagerung rite gestellter Ventralcirrus nachgewiesen ist, entsteht natürlich zunächst die Frage, wie es sich mit dem Dorsalcirrus verhalte. Haben wir ihn in dem ventralen Anhang des Notopodiums zu suchen? Ist er etwa in Folge der starken Abplattung, die der Körper erfahren hat, vom dorsalen Bereich des Notopodiums zum ventralen hinab gerückt? Es würde sich so das von der Regel abweichende Verhalten am einfachsten erklären lassen, wenn dieser Erklärung nicht folgende Thatfachen im Wege ständen. Es besitzt nämlich das Notopodium der *H.* nahe verwandten Gattung *Euphrosyne* nicht wie die so überwiegende Mehrzahl der Anneliden nur Einen Cirrus, sondern in der Regel zwei. Von diesen hat der eine die typische Stellung, wogegen der andere, der überzählige, wie ihn EHLERS nennt, tiefer eingepflanzt steht. So bei *E. racemosa* (EHLERS 64, p. 72 zwischen den 2. und 3. Kiemenstämmchen und bei *E. polybranchia* (SCHMARD 61, p. 136) unter den letzten Kiemenstämmchen, also ventral vom Notopodium. Da nun die letztere Stellung durchaus mit der des fraglichen Cirrus von *H.* übereinstimmt, so muss es auch dahingestellt bleiben, ob wir in diesem nicht ebenfalls einen sogenannten überzähligen Cirrus resp. einen Ventralcirrus des Notopodiums vor uns haben, in welchem Falle dann der Dorsalcirrus bei der Gattung *H.* als eingegangen zu betrachten wäre. Das Vorkommen eines Cirrus zwischen den zwei Podien ist, wie ich hier nebenbei bemerken möchte, von hoher morphologischer Bedeutung in Bezug auf die Ableitung der Seitenorgane von Cirren; denn man hat dieser Ableitung eben die Thatfache entgegen gehalten, dass in solcher Stellung Cirren nicht vorkämen (vergl. oben p. 128). Was nun die von einem dicken Wulste umsäumten Hautverdickungen betrifft, in welchen die reliquiären Neuropodien versteckt liegen, die »Poren« der ersten Beschreiber, so glaube ich nicht, dass ihre Hauptaufgabe, wie Mc INTOSH vermuthet, darin bestehe, die Haken scharf zu erhalten, sondern darin, als Saugnapfe zu fungiren. Es ist schwer, angesichts dieser Umwandlung nicht an *Myzostomum* zu denken, und es wäre daher auch wünschenswerth, dass der nächste Beobachter lebender *H.*-Exemplare darauf achte, ob die sogenannten Poren in der That sich saugnapffählich verhalten.

Dass nun auch MÜLLER in seinem *Lepas*-Parasiten eine *Hipponoë* vorgelegen habe, geht mit Sicherheit aus seiner, wenn auch unvollständigen Beschreibung hervor; denn er gedenkt der wichtigsten Charaktere, nämlich des kleinen Kopflappens mit 4 Augen und 5 Fühlern, ferner der Notopodien mit Haarborsten und der ganz ventral gerückten Neuropodien mit zweizackigen Haken sowie der baumförmig verästelten Kiemen. Aber *H. Gaudichaudii* kann es nicht gewesen sein; denn MÜLLER bezeichnet den Leib seiner *H.* als kurz und flach, wogegen der der ersteren, wie wir gesehen haben, zwar ebenfalls flach, aber ausgesprochen länglich und an beiden Enden verjüngt erscheint. Ob MÜLLER's *H.* etwa zu der von BAIRD errichteten Species *H. Cranchii* gehört, vermag ich nicht zu entscheiden, da mir, wie schon erwähnt, die betreffende Beschreibung nicht zugänglich ist. Für den Fall aber, dass sie sich auch von dieser specifisch verschieden erweisen sollte, so schlage ich vor, sie vorläufig als



*H. Müllerii* aufzuführen. Vorläufig, weil die so interessante *Hipponoë*-Gruppe erst noch einer genaueren Bearbeitung bedarf, bevor sich Definitives über ihre Arten sagen lässt. So zeichnet Mc INTOSH die Haken der Neuropodien von *H. Gandichandii* schon bei schwacher Vergrößerung als deutlich erkennbar, und MOORE spricht sogar von »strong neuropodial hooks«, wogegen diese bei meinem Exemplare erst bei starker Vergrößerung sichtbar sind und überaus zarte, transparente Gebilde darstellen. Von den mit Spitzen besetzten Rauigkeiten ferner, durch welche nach Mc INTOSH die Haarborsten der Notopodien ausgezeichnet sind, liessen sich an dem mir vorliegenden Exemplare nur an einzelnen Borsten ganz schwache Andeutungen erkennen.

Ich komme nun auf unser eigentliches Thema, auf den Parasitismus von *Hipponoë* zurück. MÜLLER's Exemplar und mein Exemplar waren der Mantelhöhle von *Lepas* entnommen, und MÜLLER schloss aus der im Verhältnisse zu dem schmalen Eingange des *Lepas*-Gebäuses erheblichen Grösse des Wurmes, dass dieser ihr als bleibender Gast zugehören müsse. BAIRD gibt an (fide MOORE), dass die *H.* des britischen Museums theils auf schwimmenden Holzstücken, theils in *Lepas* gefunden worden seien; die von Mc INTOSH und MOORE beschriebenen Exemplare dagegen waren alle frei auf treibendem Holze erbeutet worden. Es finden sich demnach erwachsene *H.* sowohl im freien, als auch im parasitischen Zustande, und, für den Fall, dass es sich dabei in der That um ein und dieselbe Species handeln sollte, so entsteht die Frage, ob ihr Parasitismus erst so wenig ausgebildet ist, dass die einzelnen Individuen, etwa in Ermangelung des Wirthes in ihrem zur Einwanderung geeigneten Stadium, gleicherweise noch frei wie parasitisch zu existiren vermögen; oder aber, ob die frei erbeuteten Exemplare erst secundär, etwa durch Absterben ihrer Wirthes frei geworden sind. Erst nach besserer Kenntniss der Biologie, Anatomie und Systematik von *Hipponoë* wird sich diese Frage beantworten lassen.

Wenige Jahre nach MÜLLER's Publication wurde ein zweiter Fall von Polychäten-Endoparasitismus durch CLAPARÈDE & PANCERI entdeckt. Diese Autoren (67, p. 1—8, auch CLAPARÈDE 68, p. 253—259) fanden nämlich in der Ctenophore *Cydlippe densa* Forsk. 1 bis 10 mm lange Polychäten, welche sich als Entwicklungsstadien einer neuen, von ihnen *Alciopina parasitica* benannten Alciopide erwiesen. Die Stadien von 5—10 mm Länge fanden sich im Magen, solche von 1—5 mm in der Gallerte ihrer Wirthes. Entweder, so schlossen die genannten Autoren, gelangen die von der Ctenophore verschluckten *Alciopina*-Eier in den Magen und von da in die feinen Verästelungen des Gastrovascularsystems, um sodann als Larven wieder aus den ihnen zu enge werdenden Gefässästen in den Magen zurückzukehren, oder aber, die betreffenden Eier machen die Anfänge ihrer Entwicklung flottirend durch, und es dringen erst die frühesten Larvenstadien activ in das Gallertgewebe der Ctenophore ein. Für das Zutreffende der letzteren Alternative spricht die im Vergleiche mit anderen Larven allerdings sehr schwache Flimmer-Ausrüstung der frühesten Stadien sowie der nachfolgende Schwund selbst dieses schwachen Flimmerkleides. Die paradox erscheinende Thatsache, dass gerade solche Polychäten, welche sich durch vortreffliche Locomotionsapparate und sehr hoch

entwickelte Augen auszeichnen, eine parasitäre Phase durchmachen, suchten jene Autoren durch die Annahme plausibel zu machen, dass die Larven von *A.* und vielleicht auch die Larven noch anderer Alciopiden gerade deshalb ihre Entwicklung endoparasitisch durchmachen, weil dieser Zustand der Ausbildung der Podien und Augen günstige Bedingungen darbietet. Schon CLAPARÈDE & PANCERI hatten am Schlusse ihrer Arbeit darauf hingewiesen, dass nahezu gleichzeitig auch BUCHHOLZ in derselben *Cydippe*-Art Exemplare von Alciopidenlarven aufgefunden hatte, welche zwar ebenfalls zum Genus *Alciopina* gehörten, aber eine andere Species repräsentirten. BUCHHOLZ hat dann bald darauf (69, p. 95—98) diese neue Art als *Alciopina Pancerii* beschrieben. Inzwischen hatte weiter PANCERI (68, p. 1—3) immer in derselben *Cydippe* auch Larven der Gattung *Rhynchonerella* Costa aufgefunden, Larven, welchen selbst das schwache Flimmerkleid, welches jene der *Alciopina* noch aufwiesen, abging. Schon durch die letzteren Beobachtungen hatte CLAPARÈDE's & PANCERI's Vermuthung, dass nicht nur bei *Alciopina*, sondern auch noch bei anderen Alciopiden ein parasitisches Larvenstadium vorkommen dürfte, eine Bestätigung erfahren. Noch viel entscheidender in dieser Hinsicht waren aber die nächst folgenden Beobachtungen GREËFF's (76, p. 118), indem er, und zwar ebenfalls in *Cydippe*, auch noch das Vorkommen parasitischer Larven von *Vanadis crystallina* und von *Alciopa lepidota* constatiren konnte. Dieser Autor kam denn auch zur Ansicht, dass »der in Rede stehende Parasitismus der Alciopiden ein unter diesen Thieren sehr verbreiteter, wahrscheinlich die ganze Familie betreffender ist, sich aber auf die Larvenzeit beschränkt«. Dass aber auch *Cydippe* nicht etwa die einzige Ctenophoren-Gattung repräsentirt, welche von unseren Parasiten heimgesucht wird, das hat sodann CHUN (80, p. 243) gezeigt. Er fand nämlich nicht nur *Hormiphora plumosa* (wie er die *Cydippe densa* nennt), sondern auch die cydippenförmigen Jugendformen von *Cestus* und *Eucharis* als Träger von Parasiten. Von hohem Interesse sind die die Einwanderung sowie die Ernährungsweise der Larven betreffenden Angaben dieses Autors. Er sagt:

»Sämmtliche Alciopiden fand ich in der Gallerte ihrer Träger vor. Offenbar gelangten sie aus dem Magen der Ctenophoren in den Gastrovascularapparat und von hier aus durch die Wimperrosetten in die Gallerte, wo sie nun rasch zu bedeutender Grösse — ich beobachtete oft Exemplare der *Alciopina parasitica*, die eben so lang, wie die sie bergende *Hormiphora* waren — heranwachsen. Da sie keine Theile des Wirthes fressen, sondern höchstens durch ihre Bewegungen fast die gesammte Gallertmuskulatur zur Degeneration veranlassen, so kann ich mir ihr energisches Wachsthum nur daraus erklären, dass vermittelt der Wimperrosetten ein ausgiebiges, von der *Cydippe* verdautes Nährmaterial in die Gallerte geflimmert wird.«

Schliesslich sei noch einer Angabe KLEINENBERG's gedacht, welche den Einfluss dieser parasitischen Lebensweise auf die Ausbildung des Prototrochs, also eines typischen Larvenorgans betrifft. Dieser Autor sagt nämlich (86, p. 40): »Die in Ctenophoren lebenden Larven der Alciopiden besitzen zwar alle Anfangs einen Prototroch, doch ist derselbe stark rückgebildet« etc.

Die übrigen hier noch aufzuführenden Fälle von Endoparasitismus stehen mit Ausnahme des letzten insofern unter sich in näherem Zusammenhange, als es sich bei allen um Angehörige derselben Familie, nämlich der Euniciden, speciell der Unterfamilie der Lum-

briconereiden, handelt, und als überdies in allen diesen Fällen auch die betreffenden Wirthe zu den Würmern, ja, mit Einer Ausnahme sogar alle zu den Polychäten gehören.

Den ersten dieser Fälle repräsentirt der durch SPENGLER (81, p. 15—52) in der Leibeshöhle von *Bonellia* entdeckte und monographisch bearbeitete *Oligognathus Bonelliae*. Über das Verhältniss zwischen Wirth und Parasit, sowie über irgend welche durch den Parasitismus verursachte Erscheinungen macht aber Autor keine Angaben.

Sodann fand WIRÉN (86, p. 3—8) im Blutsinus des Darmes von *Terebellides Stroemii* eine dem *Oligognathus* zwar ähnliche, aber doch generisch von ihm verschiedene Lumbriconereide, welche er *Haematocleptes terebellidis* nannte. *H.* weist unverkennbare, durch den Parasitismus verursachte Degenerations-Erscheinungen auf. Die Haut entbehrt der Drüsen und des Pigments, die Borsten sind ganz von den Rudern umhüllt; am meisten modificirt erweisen sich aber die Kiefer. Da, abgesehen von der geringen Ausbildung dieser Kiefer, auch die Wandungen des Blutsinus des Wirthes keinerlei Verletzungen aufweisen, so geht daraus hervor, dass sich *H.* lediglich von dem ihn umgebenden Blute ernährt.

Weiter wurde, in der Leibeshöhle verschiedener Syllideen schmarotzend, durch SAINT-JOSEPH (88, p. 218—224) *Labrorostratus parasiticus*, eine *Arabella* nahe stehende Lumbriconereide entdeckt, welche ebenfalls starke Degeneration der Kiefer erlitten hat. Da der Parasit innerhalb seines Wirthes zu relativ enormer Grösse heranwächst, so ist es wahrscheinlich, dass er schliesslich die zu enge gewordene Behausung sprengt. Autor fand nicht nur ausgebildete Parasiten, sondern auch ihre Embryonen, und wirft daher die Frage auf, ob die Eier etwa durch die Nephridioporen in das Cölom des Wirthes gelangen, oder aber, ob die Embryonen activ seine Leibeshandlungen durchbohren.

Hierher gehört möglicherweise auch noch die von KOCH in der Leibeshöhle von *Marphysa sanguinea* in den verschiedensten Entwicklungsstadien beobachtete Lumbriconereide. Während dieser Autor der Meinung war, dass ihm ein Fall von Viviparität vorgelegen habe, suchte EHLERS (64—68, p. 365) nachzuweisen, dass es sich um Parasitismus gehandelt habe, und zu Gunsten dieser Auffassung spricht auch die Erfahrung SAINT-JOSEPH'S (88, p. 220), dass er unter den zahlreichen von ihm untersuchten Exemplaren von *Marphysa sanguinea* niemals solche gefunden habe, welche für KOCH'S Interpretation sprechende Merkmale aufgewiesen hätten.

Endlich wurde vor kurzem unter dem Namen *Ophiuricola cynips* durch LUDWIG (05, p. 397) eine endoparasitisch in den Armen der Tiefsee-Ophiure *Ophioglypha tumulosa* lebende Polychäte beschrieben. Der Erhaltungszustand der erbeuteten Parasiten gestattete aber nicht, ihre Familienzugehörigkeit zu bestimmen.

Es bleibt nun noch der einzige bekannte Fall von Ectoparasitismus zu erwähnen übrig, und das ist eben unser auf Aalen schmarotzender *Ichthyotomus sanguinarius*, welcher den Gegenstand der vorliegenden Monographie bildet. Wollten wir ihm etwas Vergleichbares gegenüberstellen, so müssten wir eine andere Anneliden-Ordnung, nämlich die Hirudineen heranziehen, welche ebenfalls das Blut ihrer Wirthe saugen, nur mit dem Unterschiede, dass



*Ich.* zeitlebens an seinem Wirthe festgeheftet bleibt, die meisten Hirudineen dagegen nur von Zeit zu Zeit ihre Wirthe überfallen.

Schliesslich will ich noch die sämmtlichen, im Vorstehenden aufgeführten Fälle zur besseren Übersicht tabellarisch zusammenstellen:

### 1. Synöken

(suchen nur geschützten Wohnort).

#### a. accidentelle:

Verschiedene Polychäten benützen hierzu verschiedene andere Thiere.

#### b. determinirte:

*Ophiodromus flexuosus*, *Acholoë astericola* auf *Asteropecten* und *Luidia*. Hierher auch ein Theil der von SAINT-JOSEPH (88, p. 141—146) zusammengestellten Fälle und *Lagisca irritans* als Symbiont von Hydrokorallen.

### 2. Commensalen

(participiren an der Beute des Wirthes).

#### a. einseitiger (dem Commensalen allein erwächst aus der Symbiose Vorthail).

##### a. Ecto-Commensalen:

*Nereilepas fucata*, *Nereis cyclurus* mit *Pagurus* und *Eupagurus*. Hierher auch ein Theil der von SAINT-JOSEPH (88, p. 141—146) zusammengestellten Fälle.

##### b. Endo-Commensalen:

*Polydora ciliata* in *Ostrea edulis*.

#### β. mutuellet (auch dem Wirthe erwächst aus der Symbiose Vorthail).

In der Polychäten-Gruppe nicht vertreten.

### 3. Parasiten

(leben auf Kosten der Wirthe).

#### a. Endo-Parasiten:

*Hipponoë Gaudichandii* und *H. Müllerii* in *Lepas anatifera*. Larven verschiedener Alciopiden in verschiedenen Ctenophoren. *Oligognathus Bonelliae* in *Bonellia*. *Haematocleptes terebellidis* in *Terebellides Stroemii*. *Labrorostratus parasiticus* in verschiedenen Syllideen. Koch's Lumbriconereide in *Marphysa sanguinea*, *Ophiuricola cynips* in *Ophioglypha tumulosa*.

#### b. Ecto-Parasiten:

*Ichthyotomus sanguinarius* auf Aalen.

### III. Biologisches und Physiologisches.

---

Dieser Theil hat folgende Themata zum Inhalte:

1. Beobachtungen und Versuche über Befreiung und Wiederbefestigung von *Ichthyotomus*.
2. Über die Stilette der Syllideen.
3. Über die Function der hämophilinen Drüsen.
4. Über die Autotomie von *Ichthyotomus*.
5. Über die Locomotion der Anneliden.

Für alle diese Themata bilden zwar an *Ichthyotomus* festgestellte Thatsachen gleichweise den Ausgangspunkt; während aber der 1.—4. Abschnitt sich vorwiegend im Kreise unseres Parasiten oder doch in dem der Polychäten bewegt, wurde im 5. dieser Kreis überschritten, und zwar aus dem Grunde, weil sich ergeben hat, dass die Analyse der Polychäten-Locomotion nicht nur den Schlüssel für das Verständniss der Locomotion der übrigen Anneliden-Ordnungen zu bilden, sondern auch auf die Locomotion einiger ferner stehenden Thiergruppen ein Licht zu werfen geeignet ist.

---

#### 1. Beobachtungen und Versuche über Befreiung und Wiederbefestigung von *Ichthyotomus*.

Der anatomisch-morphologische Theil dieser Schrift hat ergeben, dass schon die heutige Organisation von *Ich.* in hohem Maasse durch ein winziges Cuticlargebilde, nämlich durch die Stiletttscheere, insbesondere durch deren Sperrvorrichtungen beherrscht wird. Denn

diese Sperrvorrichtungen, vor Allem die Zähne oder Widerhaken der Stilettbacken sind es, welche am meisten dazu beigetragen haben, unseren ursprünglich nur gelegentlich nach Syllideenart die Beute anstechenden Wurm in einen dauernd auf seinem Wirthe befestigten Blutsauger zu verwandeln. In einem anderen Theile dieser Schrift (s. unten Phylogenetisches) habe ich ferner zu zeigen versucht, wie sich voraussehen lässt, dass und wie von eben diesem winzigen Scheerengebilde, resp. von seinen Zähnen, auch weiterhin, und zwar in gesteigertem Tempo, die Organisation unseres Parasiten umgewandelt werden wird. In Anbetracht der hohen Bedeutung, welche demnach der Function der Stilettscheere, insbesondere aber der Frage nach der Möglichkeit ihrer Befreiung aus der Aalflosse und ihrer Wiedereinbohrung in diese zukömmt, habe ich zur Beantwortung dieser Fragen einige speciell darauf gerichtete Beobachtungen und Versuche angestellt, welche im Nachfolgenden mitgetheilt werden sollen. Ich schildere zunächst Beobachtungen über Befreiung aus den *Myrus*-Flossen, dann solche über Wiederbefestigung auf diesen Flossen, und schliesse mit Versuchen über die Wiederbefestigung auf anderen Wohnthieren.

### a. Beobachtungen über Befreiung.

An verschiedenen Stellen der Beschreibung des Pharynx und der Stilettscheere wurde nebenbei schon der grossen Schwierigkeiten gedacht, mit welcher die Befreiungsversuche von *Ich.* in den meisten Fällen verbunden sind (vergl. oben p. 32, 39 und 47). Gelingt es nämlich dem Parasiten nicht, durch drehende Stilettbewegungen die Zähne oder Widerhaken frei zu bekommen und sodann die Stilette unter Ausschaltung der Gelenke distal zusammengelegt aus dem Flossengewebe herauszuziehen, so gibt es nur noch Eine andere Möglichkeit sich zu befreien, nämlich die, die Stilette mit Gewalt aus dem Flossengewebe herauszureissen. Hierzu bedarf es aber einer so bedeutenden Kraftanstrengung, dass die Stilettmuskulatur gar nicht mehr in Betracht kommt; es ist erstens der Pharynx, resp. seine kräftigen Retractoren, welche den Zug ausüben, und zweitens die gesammte Längsmuskulatur der vorderen Körperregion. Um welche Kräfte es sich dabei handelt, besonders bei der letzteren, geht daraus hervor, dass nicht selten die Stilettbacken von ihren Gelenken abreissen, und dass ferner in einzelnen Fällen der Mundkegel birst und so Prolapsus des Pharynx erfolgt. Ich habe oft längere Zeit hindurch diese unaufhörlichen, krampfhaften Befreiungsversuche an abgeschnittenen Flossen unter dem Mikroskop verfolgt und mich dabei überzeugt, dass die Widerhaken immer fester ins Gewebe hineingezerzt werden. Um aber eine annähernde Schätzung des dem Parasiten überhaupt zukommenden Grades von Befreiungsaussicht zu gewinnen, habe ich eben speciell darauf gerichtete Beobachtungen angestellt.

Zum Behufe dieser Beobachtungen wurden die von den Aalen ausgeschnittenen inficirten Flossenstücke in grossen, mit Seewasser halb gefüllten Glasschalen ohne Circulation,



jedoch mit 12stündigem Wasserwechsel gehalten. Nach 24 Stunden ist das Flossengewebe total abgestorben und, besonders die Epidermis, stark macerirt, auch macht sich von da ab Putrefaction geltend. Die Parasiten befinden sich also unter diesen Umständen, was ihre Befreiungsaussichten betrifft, schon nach 12—24 Stunden unter so günstigen Umständen, wie sie niemals bei der lebensfrischen Flosse vorkommen. Meine Beobachtungen sind nun in nachfolgender Liste zusammengestellt:

Zahl der Parasiten	Befreiung bis zum Ablaufe von:				Nicht befreit, in Flosse steckend gestorben
	1 Stunde	12 Stunden	24 Stunden	48 Stunden	
10		2	4	1	3
10	1	7			2
10	1				9
10	1	4	4		1
12			10		2
14			1	11	2
16			7	6	3
20			3	12	5
21	1	3	12	1	4
26		1	11	2	12
149	4	17	52	33	43

Aus dieser Liste geht hervor, dass sich von 149 Parasiten nach 1 Stunde 4, also 2,7 %, nach 12 Stunden 17 (+ 4), also 14 %, nach 24 Stunden 52 (+ 21), also 49 %, und nach 48 Stunden 33 (+ 73), also 71 % befreit hatten, dass dagegen 43 Stück, also 29 % in den Flossen steckend gestorben sind, das heisst, sich nicht zu befreien vermochten. Da, wie schon hervorgehoben wurde, nach 24 Stunden die oberen Schichten des Flossengewebes total abgestorben und macerirt sind, so dürfen wir annehmen, dass alle von da ab noch zur Befreiung gelangten Thiere unter normalen Verhältnissen nicht frei geworden wären, ja das gilt wahrscheinlich sogar schon für einen erheblichen Theil der zwischen 12 und 24 Stunden freigewordenen, so dass die Befreiungsaussicht für normal auf lebenden Flossen eingebohrten Parasiten kaum höher als zwischen 14 und 49, also um 30 % herum liegen dürfte.

Diese Beobachtungen gestatten daher die Schätzung, dass von den einmal auf ihren Wirthen eingebohrten *Ich*-Exemplaren nur noch ungefähr ein Drittel im Stande ist, sich wieder zu befreien, dass hingegen zwei Drittel ein für alle Mal an die Stelle des Wirthes gebunden sind, an der sie sich eingebohrt hatten. Mit anderen Worten: der ursprünglich nur zeitweise Fische ansteckende *Ich*, ist im Begriffe, sich in einen dauernd an seinem Wirth befestigt lebenden Parasiten zu verwandeln.

## b. Beobachtungen über Wiederbefestigung.

Dass Parasiten, welche sich befreit hatten, sich auch wieder einzubohren vermögen, musste schon in dem die Stilett-scheere behandelnden Kapitel erwähnt werden, weil eben die mikroskopische Beobachtung dieses Wiederbefestigungsactes für das Verständniss der Stilett-scheeren-Function überaus werthvolle Anhaltspunkte lieferte. Ich verweise denn auch, was den Modus der Einbohrung betrifft, auf jenes Kapitel, insbesondere auf p. 42 und 47, weil hier nur von der Wiederbefestigung als solcher, unbekümmert um das Instrument, durch welches sie bewerkstelligt wird, die Rede sein soll.

### α. Über Wiederbefestigung auf *Myrus*.

Wenn man einen Parasiten, welcher sich aus abgeschnittenen Flossen befreit, selbst einen solchen, welchen dieser Befreiungsact 1—2 Tage Anstrengung gekostet hatte, einerlei ob gleich danach oder später, wieder auf eine abgeschnittene aber nicht abgestorbene Flosse bringt, so pflegt er sich in der Regel nach wenigen Secunden wieder einzubohren. Kaum in der Flosse befestigt, beginnt er aber auch wieder von Neuem seine Befreiungsversuche; denn die abgeschnittene Flosse birgt ja nicht, was dem Parasiten von Nöthen, sie ist blutleer. Sowohl die Initiative zur Befestigung wie die zur Befreiung wird wohl reflectorisch ausgelöst.

Nachdem einmal festgestellt war, dass *Ich.* abgeschnittene Flossen ansticht, konnten kaum noch Zweifel darüber bleiben, dass er sich auch auf intacten Exemplaren von *Myrus* wieder befestigen werde. In der That genügt es, einen Parasiten mit der Pipette in den Bereich eines solchen Aales zu bringen, damit er sich in der Regel schon nach Verlauf weniger Secunden meist auf einer der Flossen, selten auf anderen Körperstellen einbohrt. Bohrt er sich aber nicht gleich ein, was meist dann der Fall, wenn man ihn nicht auf eine Flosse gebracht hatte, so verlässt er diesen Ort, um einen passenderen aufzusuchen. Es ist überraschend, wie sicher und rasch sich dabei das Thier auf der glatten Aalhaut bewegt, und zwar in der Locomotionsweise, welche weiterhin p. 198 als Schwimmgang beschrieben ist.

### β. Über Wiederbefestigung auf solchen Aalen, welche im Freien nie inficirt gefunden wurden.

Aus den im chorologischen Theile p. 152 mitgetheilten Beobachtungen LOBIANCO's ergab sich, dass von den im Golfe von Neapel vorkommenden Muraenoiden ausser *Myrus* nur noch die helle Varietät von *Conger vulgaris* [*Conger II*] und *Sphagebranchus imberbis* Fälle von

Infection dargeboten haben. Diese Fälle waren aber so wenig häufig, und die Zahl der Parasiten sowie deren Grösse so gering, dass sich die Frage aufdrängte, ob es sich bei dieser Infection nicht blos um verirrte Exemplare handelte, um solche, welche *Myrus* verfehlt hatten. Abgesehen vom allgemeinen Interesse waren daher, schon im Hinblick auf jene Frage, Versuche erwünscht, ob auch solche Muraenoiden, welche niemals mit *Ich.* behaftet gefangen worden waren, also *Ophichthys*, *Conger I* und *Muraena* (vergl. oben p. 155), sich inficiren lassen.

#### Versuche mit *Ophichthys serpens*:

Am 17. V. 05. 3 p. m. wurden auf Bauch- und Rückenflossen eines solchen Aales 4 Exemplare von *Ich.* gesetzt, welche sich kurz zuvor aus abgeschnittenen *Myrus*-Flossen befreit hatten. Da die Parasiten sich anzuheften schienen, wenigstens keine Anstalten machten, den Aal zu verlassen, so wurde dieser unter Circulation gesetzt.

Am 18. V. 05. 10 a. m., also nach 19 Stunden, fanden sich auf dem Aale 1 Parasit auf der Rückenflosse und 1 solcher seitlich auf der Leibeswand eingebohrt. Es wurde nun der Aal getödtet, die betreffenden Flossen und Hautpartien ausgeschnitten, und die mikroskopische Untersuchung ergab, dass beide Parasiten Blut gesogen hatten. Nun kamen die betreffenden Stücke in eine Schale mit Seewasser, um die Zeit der Befreiung festzustellen.

Am 18. V. 05. 5 p. m., also nach 7 Stunden war es noch keinem der beiden Parasiten gelungen, sich zu befreien.

Am 19. V. 05. 9 a. m., also nach 23 Stunden, fand ich das auf der Leibeswand eingebohrt gewesene Thier befreit und so lebensfrisch, dass es zu weiteren Experimenten verwendet werden konnte; das auf der Rückenflosse eingebohrt gewesene hingegen hatte sich nicht zu befreien vermocht und war auf der Flosse gestorben.

#### Versuche mit *Conger I*:

##### Erster Versuch:

Am 18. V. 05. 4 p. m. wurden einem solchen Aal 6 Parasiten aufgesetzt.

Am 19. V. 05. 10 a. m., also nach 18 Stunden, wurde der Aal getödtet, und es fand sich 1 Parasit auf der Rückenflosse eingebohrt. Die Untersuchung ergab, dass er Blut gesogen hatte.

Am 29. V. 05. 9 p. m., also 23 Stunden nachdem das Flossenstück ausgeschnitten worden war, hatte sich der Parasit noch nicht aus der Flosse zu befreien vermocht.

##### Zweiter Versuch:

Am 19. V. 05. 4 p. m. wurde einem anderen Exemplar dieser Aal-Varietät ebenfalls 6 Parasiten aufgesetzt.

Am 20. V. 05. 10 a. m., also nach 18 Stunden, fand sich 1 Parasit auf der Rückenflosse eingebohrt.



Am 20. V. 05. 4,30 p. m., also nach  $6\frac{1}{2}$  Stunden, hat sich derselbe aus dem (ausgeschnittenen) Flossenstücke befreit und war so lebenskräftig, dass er für weitere Versuche verwendet werden konnte.

#### Dritter Versuch:

Am 23. V. 05. 10 a. m. wurden einem 3. Exemplare 16 Parasiten aufgesetzt, und um festzustellen, ob diese auch längere Zeit auf dem ungewohnten Wirthe verharren, kam der Aal bis zum 6. VI. 05. 10 a. m., also 14 Tage unter Circulation. Am 14. Tage wurde der Fisch getötet, und es ergab sich, dass kein Parasit mehr auf ihm befestigt war.

#### Versuche mit *Muraena helena*:

##### Erster Versuch:

Am 19. V. 05. 4 p. m. wurden einem solchen Thiere 5 Parasiten aufgesetzt, welche zunächst sich hin und her bewegten, dann aber ruhig blieben.

Am 20. V. 05. 10 a. m., also nach 18 Stunden, fanden sich 2 Parasiten und zwar ein ♂ und ein ♀ enge beisammen (wie man sie auch auf *Myrus* anzutreffen pflegt) auf der Bauchflosse und 1 Parasit auf der Rückenflosse eingebohrt. Es wurden die mit den Parasiten besetzten Flossenpartien ausgeschnitten und in Glasschalen mit Seewasser gebracht.

Am 20. V. 05. 5 p. m., also nach 7 Stunden, hatte sich von dem Paare das ♂ befreit und war so lebensfrisch, dass es zu weiteren Versuchen gebraucht werden konnte.

Am 21. V. 05. 9 a. m., also nach 23 Stunden, hatte sich auch das ♀ befreit und war ebenfalls für weitere Versuche verwendbar. Das 3. Exemplar hatte sich zwar ebenfalls befreit, war aber todt.

##### Zweiter Versuch:

Am 20. V. 05. 3 p. m. wurden einer *Muraena* 14 Parasiten auf verschiedene Körperstellen gebracht.

Am 25. V. 05. 9 a. m., also nach fast 5 Tagen, fanden sich 3 Parasiten auf der Rücken-, 1 auf der Bauchflosse und ein 4. hatte sich während der heftige Contractionen hervorrufenden Tödtung des Aales befreit.

Aus den ausgeschnittenen Flossenstücken befreiten sich ferner 2 Parasiten nach 1 Stunde. Ein solcher war durch einen unvorsichtigen Schnitt von mir getötet worden, und der 4. wurde am 26. V. 05. 9 a. m., also nach 24 Stunden, befreit vorgefunden, und zwar in so lebensfrischem Zustande, dass er zu weiteren Experimenten dienen konnte.

##### Dritter Versuch:

Am 20. V. 05. 10 a. m. wurden einem dritten Exemplare 15 *Ich.* aufgesetzt.

Am 8. VI. 05. 10 a. m., also nach 11 Tagen, wurde der Aal getötet, aber kein Parasit mehr auf ihm befestigt gefunden.

Nachdem es sich so gezeigt hatte, dass *Ich.* auch jene Aale nicht verschmäht, welche nie inficirt gefischt worden waren, lag es nahe, den Kreis dieser Untersuchung noch etwas zu erweitern, also festzustellen, ob sich unser Parasit auch noch andere Fische als Wirthe gefallen lassen werde. Ich stellte daher zunächst Versuche an:

### γ. Über Wiederbefestigung auf anderen Teleostiern.

#### Versuch mit *Motella vulgaris*:

Es wurde in erster Linie diese Gattung gewählt, weil ihre Körper- und Flossen-Form unter allen mir zugänglichen Teleostiern die grösste Übereinstimmung mit jener der Aale darbietet.

Am 20. V. 05. 11 a. m. wurden einem solchen Fische 10 *Ich.* aufgesetzt. Diese liefen lebhaft hin und her, wobei sie häufig ihre Kopfreion wie witternd aufhoben. Nach kurzer Zeit entfernten sich einzelne vom Fische, wurden aber von mir (wiederholt) auf die Flossen zurückgebracht. Nach 1 Stunde schüttelte sich die *Motella* so heftig, dass der grösste Theil der Parasiten von ihr abgeschleudert wurde. Diese wurden zwar alle nochmals aufgesetzt; aber nach einer weiteren Stunde fand ich wieder 4 Parasiten frei. Ich setzte nun den Behälter unter Circulation.

Am 21. V. 05. 10 a. m., also nach 23 Stunden, wurde der Fisch getödtet, aber kein einziger Parasit vorgefunden. Der Versuch ist also gerade an dem Teleostier, welcher am meisten Aussicht auf Erfolg zu bieten schien, negativ ausgefallen.

#### Versuch mit *Blennius ocellaris*:

Am 20. V. 05. 11 a. m. wurden einem solchen Fische 10 Parasiten aufgesetzt. Diese krochen ebenso lebhaft hin und her und entfernten sich zum Theil auch ebenso vom dargebotenen Wirthe wie im vorhergehenden Falle. Nach 4 Stunden aber fand ich doch 1 Parasiten am Eingang der rechten Kieme festsitzen, mehrere noch auf dem Fische herumkriechend, und einige endlich frei im Behälter, welcher nun unter Circulation gesetzt wurde.

Am 21. V. 05. 10 a. m., also nach 23 Stunden, fanden sich 2 Parasiten und zwar 1 ♂ und 1 ♀ an der Afterflosse, allem Anscheine nach Blut saugend. 2 Parasiten krochen noch frei im Bassin herum.

Am 22. V. 05. 10 a. m., also nach fast 2 Tagen, waren die 2 Parasiten auf der Afterflosse nicht mehr zu sehen, sie hatten sich offenbar befreit, und ich fand auch den einen, das ♀, im Bassin frei. Nun wurde der Fisch getödtet, aber kein weiterer Parasit mehr auf ihm gefunden.

#### Versuch mit *Gobius capito*:

Am 20. V. 05. 12 m. wurden einem Exemplare dieser Species 8 Parasiten aufgesetzt. Diese zeigten sich gleich weniger renitent als bei den vorhergehenden Versuchen. Nach etwa

3 Stunden konnte ich feststellen, dass sich einer an der vorderen Wurzel der Rückenflosse und ein zweiter in der Mitte der Rückenflosse eingebohrt hatte. Ein rother Fleck an ersterer Stelle sprach auch dafür, dass bereits Blut gesogen worden war.

Am 21. V. 05. 10 a. m., also nach 22 Stunden, fand ich an dem intacten Thiere noch den Parasiten an der Wurzel der Rückenflosse, ferner einen über dem rechten Auge und einen über dem rechten Mundwinkel eingebohrt. Alle diese waren sehr lebensfrisch, und ihre rothe Färbung bewies, dass sie Blut gesogen hatten.

Am 22. V. 05. 11 a. m., also nach 47 Stunden oder fast 2 Tagen, war der Parasit über dem Auge verschwunden; über dem rechten Mundwinkel aber statt eines, deren zwei, und zwar ♂ und ♀. Auch der auf der Rückenflosse befestigt gewesene war verschwunden; anstatt dessen fanden sich aber je einer auf den beiden Brustflossen. Der Fisch wurde nun getödtet und die inficirten Theile ausgeschnitten. Die mikroskopische Untersuchung ergab, dass alle Parasiten tief eingebohrt waren und Blut gesogen hatten; zum Theil waren von ihnen ähnliche Ecchymosen, wie sie bei *Myrus* so häufig angetroffen werden, verursacht worden. Auch die zum Abschlusse beitragenden Flossenhöhlungen (siehe oben p. 24) fehlten nicht. Sobald die Stücke ausgeschnitten waren, begannen auch sofort die Befreiungsversuche, und eben um die Zeit der Befreiung festzustellen, kamen die Stücke in Glasschalen mit Seewasser. Von den beiden Thieren über dem Mundwinkel befreite sich das ♂ nach 5, das ♀ nach 6 Stunden, und das der rechten Brustflosse ebenfalls nach 6 Stunden; das der linken Brustflosse dagegen erst in der Nacht vom 22. auf den 23. Die befreiten Thiere waren so lebensfrisch, dass sie alle zu weiteren Infectionsversuchen verwendet werden konnten.

#### Versuche mit *Uranoscopus scaber*:

##### Erster Versuch:

Am 22. V. 05. 11 a. m. wurden einem solchen 6, ferner am selben Tage 4 p. m. weitere 6, und am 23. V. 05. 10 a. m. endlich noch 6, also im ganzen 18 Parasiten aufgesetzt. Diese krochen zwar viel auf dem ungewohnten Wirth her, hielten aber doch zum grössten Theil auf ihm aus.

Am 25. V. 05. 9 a. m., also nach 2—3 Tagen, wurde der Fisch getödtet, und es fanden sich 2 Parasiten auf der linken Brustflosse, 2 auf dem Rande des linken Kiemendeckels und 5 auf der Bauchwand eingebohrt. Alle hatten Blut gesogen und waren sehr wohlauf. Es wurden nun die inficirten Gewebstücke ausgeschnitten und in Schalen mit Seewasser gebracht. 2 Parasiten befreiten sich nach 2, 1 nach 3, 1 nach 4½, 1 nach 5½ Stunden. 2 nach 24 Stunden und 2, welche sich nicht zu befreien vermocht hatten, fanden sich nach 48 Stunden todt im Gewebe steckend.

##### Zweiter Versuch:

Am 26. V. 05. 10 a. m. wurden einem zweiten Exemplare von *U. 12 Ich.* aufgesetzt. In der Nacht vom 6/7. VI. 05. war der Fisch eingegangen. Die am 7. VI. 05. 10 a. m., also nach 12 Tagen vorgenommene Untersuchung ergab, dass 1 Parasit vor der Brustflosse noch



eingebohrt war und dass sich 1 Parasit schon befreit hatte. Der noch eingebohrte befreite sich von dem ausgeschnittenen Hautstück nach 1½ Stunden und erwies sich als ganz lebensfrisch.

#### Versuch mit *Julis paro*:

Die Schwierigkeit zu experimentiren besteht in diesem Falle weniger in der Abneigung des Parasiten, anzubeissen, als in der Lebhaftigkeit der Bewegungen des zu inficirenden Wirthes. Ist es gelungen, einen Wurm aufzusetzen, und kriecht dieser seitlich auf den Leib, so macht der Fisch sofort heftige, schnellende Schwanzbewegungen und schüttelt so den Parasiten ab. Mit der nöthigen Geduld kommt man aber auch hier dazu, Parasiten zu appliciren.

Am 23. V. 05. 10 a. m. gelang es mir, 6 *Ich.* aufzusetzen, von welchen sich 3 auf der Bauchflosse und 1 auf der Schwanzflosse befestigten.

Am 24. V. 05., also nach 24 Stunden, waren die auf der Bauchflosse befestigt gewesenen abgefallen, der auf der Schwanzflosse aber sass noch fest. In der Nacht vom 24. auf den 25. zwängte sich der Fisch durch einen Spalt seines bedeckten Behälters und sprang in das grössere darunter befindliche Bassin. Auch der auf der Schwanzflosse befestigt gewesene Parasit war nun nicht mehr zu sehen, und die nach Tödtung des Fisches vorgenommene Untersuchung ergab, dass auch sonst keine Körperstelle inficirt war.

#### d. Über Wiederbefestigung auf Selachiern.

Gleichzeitig mit den vorhergehenden Versuchen stellte ich auch solche mit einem Selachier an, und zwar wählte ich die wegen der Weichheit ihrer Körperdecken vor allen anderen einen Erfolg versprechende Gattung *Torpedo*, speciell *T. ocellata*.

##### Erster Versuch:

Am 20. V. 05. 11 a. m. wurden einem kleinen Exemplar dieser Rochenart 10 Parasiten aufgesetzt. Diese wanderten eine Zeit lang hin und her, verharnten aber schliesslich theils auf der Rücken- theils auf der Bauchfläche in Ruhe. Nach 3 Stunden schienen 3 dorsal und 4 ventral eingebohrt zu sein.

Am 21. V. 05. 10 a. m., also nach 23 Stunden, war dorsal kein Parasit mehr zu sehen; ich setzte nun noch vier solche auf. Um 3 p. m. fand ich einen Parasiten am vorderen Scheibenrand und 3 ventral vorn links; es wurden nun noch weitere 3 Parasiten aufgesetzt, so dass also die Gesamtzahl, womit der Fisch inficirt worden war, 17 betrug.

Am 22. V. 12 m., also etwa 2 Tage nach der ersten, 1 Tag nach der zweiten, und 21 Stunden nach der dritten Infection, wurde der Fisch getödtet, und es fanden sich dorsal 2 Parasiten (♂ und ♀ hart nebeneinander links unter der 2. Rückenflosse und 1 solcher im Bereiche der 1. Rückenflosse; ventral fand sich 1 Parasit nahe am rechten Körperperrande, 1 solcher links.

3 cm vom Körperrande entfernt, und ein dritter endlich hinter und zwischen den Kiemen. Es hatten sich demnach von den 17 aufgesetzten Parasiten 6 eingebohrt. Die mikroskopische Untersuchung ergab, dass diese auch Blut gesogen, und dass einzelne ähnliche Höhlungen wie die sogenannten Flossenhöhlungen in die Rochenhaut gestossen hatten.

Die ausgeschnittenen Stücke wurden nun zum Behufe der Feststellung der Befreiungszeit in Glasschalen mit Wasser gebracht. Alle Parasiten machten energische Befreiungsversuche.

1 Parasit befreite sich 1 Stunde nach der Tödtung des Rochens, 1 nach  $1\frac{1}{2}$  Stunde, 1 nach 2 Stunden, 1 nach 20 Stunden, und Einen fand ich ebenfalls nach 20 Stunden noch auf der Flosse eingebohrt todt. (Was aus dem 6. geworden war, ist aus meinen Notizen nicht ersichtlich.) Alle Parasiten, welche sich befreit hatten, waren lebensfrisch und für weitere Infectionsversuche geeignet.

#### Zweiter Versuch:

Am 27. V. 05. 5 p. m. wurden einem zweiten Exemplare von *T. S.*, und am 28. V. 05. 10 a. m. demselben noch 10, also im Ganzen 18 Parasiten aufgesetzt, und der Rochen für längere Zeit unter Circulation gehalten.

Am 7. VI. 05. 10 a. m., also nach 10—11 Tagen, wurde der Fisch getödtet, und es fanden sich dorsal: 1 Parasit am Hinterrande der rechten Brustflosse und 1 solcher am Hinterrande der rechten Bauchflosse; ventral fand sich: 1 Parasit rechts neben dem After und 1 solcher rechts hinter dem After, also im Ganzen deren 4. Die Untersuchung ergab, dass alle diese überaus lebensfrischen Thiere vor kurzem noch Blut gesogen hatten. Sie wurden nun auf den ausgeschnittenen Hautstücken in Glasschaalen mit Seewasser gesetzt, um die Befreiungszeit festzustellen. Ein Parasit befreite sich schon nach 1 Stunde, ein zweiter nach 5 Stunden; die anderen 2 fanden sich am 8. VI. 05. 10 a. m., also nach 24 Stunden todt noch auf den Hautstücken eingebohrt, waren sich also nicht zu befreien im Stande gewesen.

#### ε. Zusammenfassung über Wiederbefestigung.

Ans den im Vorhergehenden mitgetheilten Experimenten geht hervor, dass ganz im Gegensatze zu der stark eingeengten Möglichkeit der Befreiung diejenige der Wiederbefestigung, wenigstens was *Myrus* betrifft, so gut wie uneingeschränkt ist; denn wenn sich auch bei den Versuchen einzelne der befreiten Parasiten nicht wieder befestigen, so darf dabei nicht ausser Acht gelassen werden, dass es sich um solche handeln könnte, deren Stiletscheere oder Mundtheile während der Befreiungsversuche Beschädigungen erlitten hatten.

Weiter hat sich ergeben, dass es möglich ist, auch alle diejenigen Aale des Golfes zu inficiren, welche nie in inficirtem Zustande gefischt worden waren. Dass *Ophichthys* nicht auch im Meere, ebenso wie *Sphagebranchus*, mit einzelnen *Ich.* besetzt gefangen wurde, halte ich für zufällig; es ist durchaus wahrscheinlich, dass auch noch natürlich inficirte Exemplare des ersteren Aales gefischt werden. Auffallend ist, dass auch der so

häufige *Conger II* nur so selten und auch dann nur mit kleinen *Ich.* inficirt wird. Um Dermophilie kann es sich in diesem Falle nicht handeln; haben doch die Experimente ergeben, dass *Ich.* nicht nur zum Anstechen der verschiedensten anderen Teleostier, sondern sogar auch zu dem von Selachiern gebracht werden kann. Dass sich *Conger II* nicht im Sande einbohrt, kann auch nicht dafür entscheidend sein; denn der sich in den Sand eingrabende *Sphagebranchus* kommt auch nur sporadisch inficirt vor, und der sich ebenfalls total eingrabende *Ophichthys* ist bisher überhaupt noch nicht inficirt gefischt worden. Wir stehen daher in Bezug auf die Bevorzugung von *Myrus* einem sich vorläufig noch jedweder Erklärung entziehenden Factum gegenüber. Verständlich ist, dass *Conger I* und *Muraena* nie im Meere inficirt angetroffen werden; denn sie leben beide ausschliesslich auf oder in felsigem Grunde, wogegen die Verbreitungsbezirke unseres Parasiten offenbar auf die Detritus-Zonen beschränkt sind.

Besser, als ich zu hoffen wagte, gelangen die Infections-Versuche mit nicht zu den Muraenoiden gehörigen Teleostiern. Allein *Motella* verhielt sich unter den zu den Versuchen herangezogenen Gattungen renitent, sei es wegen ihres dicken Integuments, sei es wegen ihrer heftigen Abwehr-Bewegungen. Letztere allein waren es auch bei *Julis*, welche die Infection erschwerten. Vollauf gelungen ist aber diese Infection bei *Blennius*, *Gobius* und *Uranoscopus*, also Fischen, die sich wenig bewegen. Ich habe, nachdem die Versuche an diesen Gattungen von Erfolg gekrönt waren, nicht auch noch andere herangezogen, weil mich nur das Prinzipielle der Sache interessirte; es kann aber wohl keinem Zweifel unterliegen, dass auch noch viele andere Teleostier sich inficiren lassen werden.

In noch höherem Maasse als der Infections-Erfolg an nicht zu den Muraenoiden gehörigen Teleostiern musste der an Selachiern, speciell an *Torpedo* überraschen, um so mehr, als die betreffenden Versuche so gut gelangen. Was diesem Falle noch ein besonderes Interesse verleiht, ist der Umstand, dass ja gerade *Torpedo* zu den Wirthen einer anderen Blut saugenden Annelide, nämlich von *Pontobdella* gehört.

Recht unerwartet ist auch das Resultat der auf längere Zeit ausgedehnten Infectionsversuche. Während sich bei den *Myrus* so nahe stehenden *Conger I* nach 14 und bei *Muraena* nach 11 Tagen kein Parasit mehr befestigt vorfand, wurden bei dem normalen Wirte von *Ich.* so viel ferner stehenden *Uranoscopus* deren noch nach 12 und bei dem noch ferner stehenden *Torpedo* nach 10—11 Tagen vorgefunden.

Es ist nach alledem durchaus wahrscheinlich, dass früher oder später auch im Naturzustande noch Angehörige anderer Fischgruppen von *Ich.* heimgesucht werden, und dass sich auf diese Weise die heute auf 1 Art beschränkte Familie unseres Parasiten in eine grössere Zahl von Formen spalten wird.

---



## 2. Über die Stilette der Syllideen.

*Ich.* hat sich der ganzen Organisation nach den Syllideen so nahe verwandt erwiesen, dass über seine Abstammung von dieser Familie keinerlei Zweifel bestehen bleiben konnte. Das aber, was ihn von diesen seinen Antenaten unterscheidet, stellte sich als Folge der parasitischen Lebensweise dar, und diese Lebensweise ihrerseits erwies sich total von Einem Organe, ja sogar nur von einem Organ-Theile, nämlich von den Stiletten, oder der Stilettscheere beherrscht.

In Anbetracht dieses Sachverhaltes, der noch weiterhin (vergl. unten »Phylogenetisches«) uns beschäftigen wird, musste das Problem, wie der Parasitismus von *Ich.* wohl zur Anbahnung und Ausbildung gelangt sein mochte, die Frage nahe legen, welchen Gebrauch seine Antenaten, die Syllideen, von ihren Stiletten, resp. von ihren mit Stiletten ausgerüsteten Rüsseln machen.

Da es sich bei den meisten Syllideen nur um kleine, nicht sehr widerstandsfähige Thiere handelt, und überdies den Lebensgewohnheiten von Seiten der Beobachter nur ausnahmsweise Beachtung geschenkt zu werden pflegt, so sind unsere Kenntnisse über diesen Punkt recht vereinzelt geblieben. Ich fand nur bei MALAQUIN (93, p. 246) eine dahin zielende Angabe; sie lautet:

»On peut surtout bien observer la projection de la trompe chez les *Eusyllis*; il suffit pour cela d'en placer plusieurs dans un verre de montre et de les observer sous le microscope. Lorsqu'un individu en croise un autre, il projette presque toujours sa trompe. Celle-ci se fixe pour ainsi dire, grâce aux papilles, sur les parois du corps de la victime, et par une série de mouvements saccadés lui enlève souvent une portion du corps, cirre, soies, etc. Il n'est pas rare de rencontrer dans l'intestin des *Eusyllis* des serpes de soies provenant d'autres *Eusyllis* ou d'autres petites Annélides. Les *Eusyllis*, les *Autolytus* et beaucoup de Syllidiens se construisent un petit tube muqueux où ils se meuvent et peuvent se retourner complètement. Toujours à l'affût à l'entrée de ce tube, ils guettent la proie qui passe à portée, se précipitent sur elle en projetant vivement leur trompe et l'avalent, si elle n'est pas trop volumineuse ou bien lui arrachent un morceau, grâce aux petites dents acérées qui garnissent l'ouverture de la trompe.«

Schon hieraus folgt, dass es unter den Syllideen höchst aggressive, carnivore Formen gibt, welche auch ihresgleichen nicht verschonen. Ich selbst habe eine der grössten im Golfe vorkommenden Syllideen, nämlich die mit einem sehr kräftigen Zahn oder Stilett ausgerüstete *Syllis* (*Haplosyllis*) *spongicola* Gr., dazu benutzt, um Beobachtungen über den Gebrauch, welchen sie von ihrem Rüssel und Stilett macht, anzustellen.

Diese in den Canälen von Schwämmen sowie in den Spalten von Kalkalgen etc. hausende *S.* ist so aggressiv, dass fast jedes andere in ihre Nähe gebrachte Thier von ihr angefallen wird. Sie wirft zu diesem Behufe ihren Rüssel aus, wobei auch das Stilett zum Vorschein kommt, und zwar mit solcher Kraft, dass ein ähnlicher Ton\*) entsteht, wie ihn *Typton*

\*) In einer früheren Publication (80, p. 285), habe ich diese Syllidee irrtümlich als *S. aurantiaca* Clap.

vernehmen lässt. Sind die von ihr angefallenen Tiere nicht von allzu derben Körperwänden bedeckt, so pflegen sich an ihnen die Folgen des Angriffes bald in Form tiefer Wunden zu manifestiren. Am besten eignen sich andere Polychäten zu diesen Experimenten. Ich habe kleine Exemplare von *Eunice*, *Phyllodoce*, *Stenrocephalus* und *Dasybranchus* benutzt und gefunden, dass alle gleicherweise angegriffen und schwer verwundet wurden. Ganz besonders aber wird die Kampflust unserer *S.* dann erregt, wenn sie einem Artgenossen begegnet, oder ihr ein solcher gegenüber gebracht wird. Das Bild, welches solche zwei Würmer darbieten, erinnert manchmal, insbesondere dann, wenn man sie reizt und zugleich verhindert, dass sie auseinandergerathen, an die Wuth sich verbeissender Hunde. Schlag auf Schlag erfolgt, tiefe Wunden werden sichtbar, und die Rüssel füllen sich mit Haut- und Darmgewebe. Würden die Wunden nur durch Einschlagen des Rüssels bewirkt, so müssten sie ausschliesslich rundlich sein, die meisten dieser Wunden sind nun aber schlitzartig, das heisst sie sind nicht nur geschlagen, sondern auch gerissen, und dieses Reißen kann nur durch das Stilett bewirkt worden sein. Das Stilett ist daher eine formidable Waffe. Thiere, welche schon mehrere Tage in Gefangenschaft gehalten, und deren Abdomina von den stattgehabten Kämpfen schon theilweise zerfetzt waren, Thiere, welche nicht mehr dazu gebracht werden konnten, andere Polychäten-Arten anzugreifen, fuhren fort dies untereinander zu thun, sobald man sie zur Begegnung zwang und reizte. Dieses Verhalten macht ganz den Eindruck einer Zwangshandlung, es scheint, dass es sich dabei um ganz ähnliche Reflexe handelt, wie jene, welche der v. ÜKKÜLL'schen Dermophilie zu Grunde liegen.

Ein abweichendes Verhalten boten einmal zwei hochreife ♀ mit Schwimmknospen (Beobachtung 30. XI). Diese griffen sich weder gegenseitig noch die in ihre Nähe gebrachten anderen Polychäten an; alles Aufreizen hierzu blieb erfolglos. Nachdem ich aber die beiden Knospen, um deren Locomotion zu beobachten, von den Ammen abgetrennt hatte, liessen letztere bald den charakteristischen Ton des Rüsselschlages vernehmen; sie waren aneinandergerathen und hatten sich auch bereits gegenseitig verwundet. Nun genügte jede Annäherung, um sie zum Kampfe zu bringen; auch andere Polychäten wurden angegriffen. Noch nach zwei Tagen, nachdem die Abdomina der beiden Thiere durch die vielen Wunden, welche sie sich gegenseitig beigebracht hatten, schon ganz zerfetzt, und auch die in Folge ihrer Derbwandigkeit vor Verwundung geschützten Vorderleiber schon ziemlich schlapp waren, auch dann noch fuhren sie, einander gegenüber gebracht, fort, aufeinander einzuschlagen.

Aus diesem Verhalten von mit Schwimmknospen ausgerüsteten Exemplaren liegt es gewiss nahe, den Schluss zu ziehen, dass bei ihnen die vorerwähnte Reflexthätigkeit zeitweise gehemmt oder doch stark herabgesetzt und sodann mit der Abtrennung der Knospen wieder in Action getreten war. Diesen Schluss jetzt schon zu ziehen, verhindert mich aber eine später ebenfalls an einem mit Schwimmknospe ausgerüsteten Exemplare gemachte Erfahrung

---

bezeichnet und ebenfalls irrthümlich angegeben, dass der Ton durch die Palpen erzeugt werde. Beide Irrthümer wurden schon durch ALBERT (S6, p. 1 und p. 8) berichtigt.

(Beobachtung 13. VI). Dieses nämlich griff nicht nur in seine Nähe gebrachte andere Polychäten an, sondern schlug auch wenn gereizt auf einen nicht geschlechtsreifen Artgenossen ein. Wie sich dieses Exemplar einem ebenfalls mit Geschlechtsknospe versehenen Artgenossen gegenüber verhalten hätte, steht dahin, denn ich habe seitdem kein Material mehr zur Verfolgung dieser Frage erhalten können.

Aus meinen im Vorhergehenden geschilderten Beobachtungen sowie aus dem Citate aus MALAQUIN geht hervor, dass es unter den Syllideen höchst aggressive, räuberisch lebende Arten gibt, sowie dass deren Rüssel und Stilette dabei als furchtbare Waffen zur Geltung kommen. Und auf Grund dieser Feststellung können wir nun wohl verstehen, dass es auch solche Syllideen gab, welche sich nicht darauf beschränkten, nur ihres Gleichen oder nur andere Polychäten zu überfallen, sondern ihre Rüssel und Stilette auch in die Leiber von Fischen einschlugen, und aus solchen Syllideen ist allmählich das geworden, was wir heute *Ichthyotomus* nennen.

### 3. Über die Function der hämophilinen Drüsen.

Im anatomisch-morphologischen Theile dieser Schrift wurden zwei durchaus heterogene Drüsenkategorien, nämlich die Schlund- oder Speicheldrüsen und die serialen Drüsen (vergl. p. 58 und p. 67) mit dem Beinamen hämophiline beschrieben. Im Anschlusse an die Schlunddrüsen wurde ferner der zum Vergleiche in Betracht kommenden Drüsen anderer Anneliden, insbesondere der ähnlich functionirenden der Hirudineen gedacht, und der Gang unserer Kenntniss dieser, sowohl was die Structur, als auch was die Function betrifft, in historischer Folge dargelegt (vergl. besonders p. 63—67). Dort wurde auch begründet, warum ich für die Bezeichnung des anticoagulirend wirkenden Körpers dem älteren, von LEDOUX gewählten Namen »Hämophilin« vor dem neueren, durch FRANZ, resp. JACOBY vorgeschlagenen »Herudin« den Vorzug gegeben habe. Dort mussten endlich auch schon, diesem Abschnitte vorgreifend, im Anschlusse an die Schilderung gewisser Structur-Eigenenthümlichkeiten einzelne Facta hervorgehoben werden, welche zu Gunsten der Ansicht sprechen, dass die betreffenden Drüsen bei *Ich.* als hämophiline fungiren. Dies dort nur gelegentlich gestreifte Problem bildet nun hier das Hauptthema, wobei aber vorausgesetzt wird, dass sich der Leser mit der anatomischen Beschreibung der in Betracht kommenden Objecte l. c. vertraut gemacht hat.

Dass die Aufgabe der Schlunddrüsen und des l. Paares der serialen Drüsen darin bestehe, ein anticoagulirend auf das gesogene Blut wirkendes Secret abzu-



scheiden, dafür lassen sich schon, abgesehen von der experimentellen Entscheidung, folgende auf anatomischen und biologischen Thatsachen beruhende Gründe geltend machen:

1. Das specifische Secret stimmt auffallend mit dem der Schlunddrüsen von *Hirudo* überein.
2. Die Mündung der Drüsen erfolgt (ebenso wie bei *Hirudo*) nicht in den Vorderdarm, sondern ausserhalb desselben, im Bereiche des Saugnapfes, woraus hervorgeht, dass die Aufgabe des von ihnen abgesonderten Secretes nicht so sehr darin bestehen könne, zur Verdauung der Speise beizutragen, als vielmehr darin, dieser Speise, nämlich dem gesogenen Blute, schon vor seinem Eintritte in den Darmkanal etwas beizumengen.
3. Das im Darmkanal von *Ich.* enthaltene, gesogene *Myrus*-Blut ist stets flüssig, wogegen sonst das Blut dieses Aales ausserhalb des Gefässsystemes nach kurzer Zeit gerinnt.
4. Die Umwandlung der Speicheldrüsen in hämophile Drüsen scheint allgemein mit der Ausbildung der speciell auf Blutsaugen beruhenden parasitischen Lebensweise einherzugehen (*Hirudineen*, *Zecken*, *Anchylostoma*, vergl. unten p. 186). Wie nothwendig das anticoagulirend wirkende Secret ist, resp. welche lethale Folgen die Gerinnung des gesogenen Blutes haben kann, geht aus folgenden Betrachtungen LEUCKARTS (93, p. 665, Anmerkung) hervor:

»Nicht selten aber unterliegt der Verdauungsprocess der Blutegel einer krankhaften Störung, die vermuthlich auf eine abnorme Beschaffenheit des Speichels zurückzuführen ist. Das Blut gerinnt dann in den Taschen des Chylusmagens und den durch die Falten abgesetzten einzelnen Abschnitten der terminalen Blindschläuche zu hirsekorngrossen Knoten, die oftmals sich schon äusserlich als Auftreibungen markiren. Die an dieser Knotenkrankheit laborirenden Thiere gehen meist schon nach kurzer Dauer zu Grunde.«

5. Endlich ist nicht einzuschen, welche andere Function diesen so colossal entwickelten Drüsen, in Anbetracht ihrer eigenthümlichen Mündungsverhältnisse, zukommen könnte.

Wie sehr nun aber auch die Gesamtheit aller der im Vorstehenden geltend gemachten Thatsachen zu Gunsten der Ansicht spricht, dass das betreffende Drüsensecret die Aufgabe habe, das von unserem Parasiten gesogene Blut uncoagulirbar zu machen, also hämophilin zu wirken, den entscheidenden Beweis kann doch nur das Experiment liefern. Und ich habe mich denn auch, trotz den grossen Schwierigkeiten, welche das Object speciell solcher Untersuchung darbietet, bemüht, diesen experimentellen Beweis zu führen. Dieser Schwierigkeiten, welche theils in der Natur des Parasiten, theils in der seines Wirthes begründet liegen, muss ich aber zunächst gedenken, weil von ihrer Kenntniss die richtige Beurtheilung der Experimente abhängt.

Was zunächst den Parasiten betrifft, so steht dem Experimentator vor Allem seine Kleinheit im Wege: die Mehrzahl der Individuen haben nicht über 5—7 mm Länge bei ca.  $\frac{1}{2}$  mm Breite, und ihre Schlunddrüsen, worauf es ja in erster Linie abgesehen ist, messen nur Bruchtheile eines mm. Hunderte solcher Individuen erreichen noch nicht das Gewicht Eines *Hirudo*. Ein Tropfen Blut dürfte genügen, den Darmkanal eines mittelgrossen *Ich.*-Exemplars zu füllen, wogegen nach SPIESS (04, p. 596, Anmerkung) *Hirudo* auf Ein Mal eine ihr Körpergewicht um das 6—7-fache übertreffende Blutmenge aufzunehmen vermag. *Hirudo* nimmt eben periodisch grosse Nahrungsmengen auf und verdaut diese sehr langsam, wogegen unser continuirlich an eine unerschöpfliche Nahrungsquelle gebundener *Ich.* keiner periodisch

copiösen Zufuhr bedarf und das jeweils Zugeführte rasch verdaut. Aus alledem geht hervor, dass es sich beim Experimentiren mit *Ich.*, selbst wenn zahlreiche Exemplare dazu verwandt werden, im Vergleiche mit *Hirudo* immer nur um minimale Quantitäten der wirksamen Substanz wird handeln können, und dass danach auch die zu prüfenden Blutmengen zu bemessen sein werden.

Was sodann den Wirth, *Myrus*, betrifft, so macht sich in Bezug auf Blut-Experimente, wie bei den Aalen überhaupt, so in Anbetracht der durchschnittlich geringen Körpergrösse besonders bei ihm, die geringe Blutmenge als Erschwerung geltend. Zapft man das Blut, so wie es in der Regel geschieht, derart ab, dass man einen Theil des Hinterleibes glatt abschneidet und eine Canüle einführt, so erhält man von kleinen Thieren nicht selten nur wenige Tropfen Blut. Ja, selbst wenn man das Blut dem Herzen entnimmt, so lassen sich in der Regel nicht mehr als  $\frac{1}{2}$ —1 ccm gewinnen \*). Wären die mit jedem Experimente verbundenen Controllversuche nicht unerlässlich, so würde ja eine solche Blutmenge gegenüber der ebenfalls nur in minimalen Quantitäten vorhandenen, zu prüfenden Substanz vollauf genügen; so aber werden in einzelnen Fällen die Experimente auch durch Blutmangel erschwert. Denn für ein gegebenes Experiment das Blut verschiedener Thiere zu benutzen, ist aus dem Grunde unthunlich, weil es sich im Laufe meiner Untersuchungen herausgestellt hat, dass die Gerinnungsfähigkeit des Blutes von *Myrus* in überraschend weiten Grenzen schwankt. Ich hatte Thiere unter der Hand, deren Blut so rasch gerann, dass kaum die nöthige Zeit blieb, um es in die 3—4 Schälchen zu vertheilen; dann wieder solche, wo eine Zeit von 40 Minuten verfloss, bis die Gerinnung eintrat, und zwischen diesen beiden Extremen fanden sich die verschiedensten Übergänge. Prof. STRAUB, dem ich von dieser auffallenden Erscheinung Mittheilung machte, rieth zu prüfen, ob etwa die Thiere mit langsam gerinnendem Blute besonders stark mit »hämophilinen Parasiten« inficirt seien. Das Resultat der von mir vorgenommenen Prüfung war aber ein negatives; denn das Blut eines mit 22 Parasiten besetzten *Myrus* gerann nach 25 Minuten, das eines mit 4 Parasiten besetzten nach 20 Minuten, also nur 5 Minuten Unterschied.

In der Regel ist das Blut beim Ausfliessen aus den Gefässen dunkelroth und wird dann an der Luft zusehends heller. Die einzelnen ovalen, in ihren langen Achsen 16—20 und in ihren kurzen Achsen 8—10  $\mu$  grossen Blutscheiben erscheinen blassgelb; nach Säure- oder Cocain-Zusatz tritt ihr stark länglicher Kern hervor. Die Leucocyten haben das bekannte Ansehen.

#### Erster Versuch.

Dieser erste Versuch wurde mit sehr wenig Material, nämlich mit ca. 12 lebend den

---

\*) Diese copiösere, aus verschiedenen Gründen der anderen allerdings bequemerer Methode vorzuziehende Art der Blutgewinnung hat mir Prof. STRAUB angerathen. Er hatte auch die Güte, mir zu mehreren Experimenten die Aale zu präpariren und das Blut ihrem Herzen zu entnehmen, wofür ich ihm auch an dieser Stelle noch bestens danke.

*Myrus*-Flossen entnommenen Thieren auf Objectträgern angestellt. Auf Objectträger a. wurden die hämophilinen Schlunddrüsen und serialen Drüsen enthaltenden Köpfe nebst ersten 5 Körpersegmenten in einigen Tropfen Seewasser zerrieben; auf Objectträger b. ebenso der Rest der Wurmleiber. Auf beiden wurden sodann einige Tropfen *Myrus*-Blut zugesetzt und gut durcheinander gemengt; auf Objectträger c. endlich kamen ein Paar Tropfen reinen Blutes.

Nach 10 Minuten: c. fester Kuchen; a. einzelne Gerinnsel zwischen flüssigem Blute und b. zahlreiche Gerinnsel zwischen flüssigem Blute.

Nach 24 Stunden, während welcher Zeit die Objectträger in einer feuchten Kammer gehalten worden waren, erwies sich das Blut noch in ähnlichem Zustande, nämlich c. fest, a. und b. theilweise geronnen, und zwar b. in höherem Grade als a. Die mikroskopische Untersuchung ergab, dass in allen Präparaten die Blutscheiben noch durchaus unverändert waren; keine Spur von Bakterien, obwohl bei diesem Experimente in a. und b. das zerriebene Drüsen-Material nicht entfernt worden war. Es enthält das *Myrus*-Blut offenbar stark bacteriocid wirkende Stoffe. Man kann es auch getrocknet Monate lang, selbst in offenen Gefässen, ohne dass es Zersetzung erlitte, aufbewahren, wobei es einen Geruch wie nach geräucherten Heringen annimmt. Hervorgehoben zu werden verdient noch, dass in a. und b. die Leucocyten (nach 24 Stunden) zu grossen Klumpen vereinigt waren und bewegliche Fortsätze ausstreckten.

#### Zweiter Versuch.

Zu diesem Versuche wurden 45 ebenfalls lebend den Flossen entnommene *Ich.* verwandt. In Salznäpf a. wurden die Köpfe + 5 ersten Körpersegmente dieser Thiere mit 3 Tropfen Seewasser zerrieben und nach 4 Stunden das extrahirte Material nach Möglichkeit vom Extract entfernt; in Napf b. ebenso die Reste der *Ich.*-Leiber; in Napf c. ebenso ein Muskelstück von *Nereis coccinea*; in Napf d. kamen 3 Tropfen Seewasser, und in Napf e. endlich eine Probe reinen Blutes. Jedem Napfe wurde die gleiche Blutmenge, nämlich 3 Tropfen zugetheilt.

Nach wenigen Minuten war das Blut in c., d. und e. fest geronnen, in a. und b. dagegen nicht.

Nach 20 Stunden: Napf a. Das Blut ist von brauner Farbe und nicht geronnen; nur ein dünnes Häutchen auf der Oberfläche. Auf dem Grunde des Näpfchens ein braunes Schlammklümpchen, welches vorwiegend aus Resten der zerriebenen *Ich.*-Köpfe besteht. Die mikroskopische Untersuchung ergibt, dass die Blutscheiben aufgelöst sind. Napf b. Auch hier ist das Blut braun und nicht geronnen und auf dem Grunde des Napfes Reste der zerriebenen *Ich.*-Leiber, und auch hier ergibt die mikroskopische Untersuchung, dass die Blutscheiben zerstört sind. Ferner fanden sich hier zahlreiche, zum Theil sehr grosse, rothe Hämoglobin-Krystalle, meist rhombische Scheiben. Napf c. Noch theilweise geronnen, der mehr rothe als braune, gelatinöse Blutkuchen umschliesst Reste des zerriebenen *Nereis*-Muskels; im flüssigen Theil der Blutmasse einzelne Blutkrystalle; Blutscheiben fehlen. In Napf d. hat sich fast



das gesammte Blut vom Seewasser als fester Kuchen abgehoben; in dem hell-rothen Blutkuchen sind massenhaft Blutscheiben erhalten, in dem winzigen, verflüssigten Teile einzelne Leucocyten-Klumpen. In Napf e. endlich hat sich ein fester, hellrother Blutkuchen vom nahezu farblosen Serum geschieden. Die mikroskopische Untersuchung des ersteren ergab, dass die Blutscheiben vollkommen unverändert erhalten waren.

Die in Napf a., b. und c. aufgetretene Hämolyse ist wohl in Folge des zu reichlichen zerriebenen Materiales aufgetreten.

### Dritter Versuch.

Zu diesem Versuche wurden 180 ebenfalls lebend den Flossen entnommene Thiere verwandt. Die Köpfe + ersten 5 Segmente dieser wurden in physiologischer Kochsalzlösung zerrieben, und nach 1 Stunde das Extract in Napf a. abgegossen; ebenso wurden die decapitirten Leiber behandelt, und ihr Extract in Napf b. verbracht; in Napf c. kam das Extract eines Stückes *Nereis*-Muskel; in Napf d. physiologische Kochsalzlösung, und Napf e. endlich war für die Aufnahme reinen Blutes bestimmt. Jedem Napfe wurden 3—4 Tropfen Blut zugetheilt. Der Aal, dem dieses Blut durch Abschneiden des Hinterleibes entzogen worden war, bot in Bezug auf Gerinnungspotenz einen der eingangs erwähnten extremen Fälle dar. Das Blut gerann nämlich so rasch, dass ich kaum Zeit fand, die Vertheilung und Mischung in den Gefässen vorzunehmen. So kam es, dass in allen diesen Gefässen Gerinnungs-Erscheinungen sich geltend machten; aber der Intensität nach in so hohem Grade verschiedene, dass das Experiment trotzdem sich verwerthen liess.

Nach 2 Stunden: Napf a. Der grösste Theil des Blutes ist nicht geronnen. Napf b. Der grösste Theil des Blutes ist geronnen. Napf c. Das Blut ist total geronnen. Napf d. Das Blut ist bis auf (gelöste) Spuren geronnen. Napf e. Das Blut ist total geronnen.

Nach 17 Stunden verhielten sich die Präparate noch ebenso wie nach 2 Stunden, ausgenommen Napf d., wo die Lösung des Blutes weiter fortgeschritten war. Es empfiehlt sich daher das Seewasser für Controllversuche besser als die offenbar hämolytisch wirkende physiologische Kochsalzlösung.

Ausser diesen Versuchen mit frischem Material habe ich auch einen solchen mit Alcohol-Material, wozu 255 mit Alcohol absolutus behandelte Thiere verwendet worden waren, angestellt. Leider misslang aber dieser Versuch dadurch, dass das aus den zerriebenen Thieren gewonnene Extract im Exsiccator durch Säure verunreinigt worden war. Aber auch allein durch die 3 mit frischem Material angestellten Versuche wird ja schon die supponirte hämophile Wirkung der Drüsen bestätigt. Dass nicht nur die die Drüsen enthaltenden Köpfe, sondern, wenn auch in viel schwächerem Grade, auch die Leiber von *Ich.* eine solche hämophile Wirkung ausüben, kann nicht auffallend erscheinen, weil sich ja im Darne jedes dieser Leiber mit dem gesogenen Blute vermisches Drüsensecret befindet. Möglicherweise wird diese Wirkung noch verstärkt durch die zwar nicht zur vollen

Ausbildung gelangenden, aber doch in ihrer Structur mit dem 1. allein fungirenden Paare übereinstimmenden serialen Drüsen.

Bei allen sich von gerinnungsfähigem Blute ernährenden Thieren, welche daraufhin untersucht worden sind, konnten anticoagulirend auf das gesogene Blut einwirkende Secrete nachgewiesen werden. Zuerst wurde dieser Nachweis für *Hirudo* durch HAYCRAFT (84, p. 478) geliefert, dessen klassische Abhandlung sodann im Laufe weniger Jahrzehnte eine so grosse Litteratur hervorgerufen hat. Weiter hat HEIDENHAIN (91, p. 250) solchen Nachweis für *Haemopsis* erbracht, SABBATINI (93, p. 37) für *Ixodes*, LOEB und SMITH (04, p. 93) für *Anchylostoma* und Verf. dieser Schrift im Vorhergehenden für *Ichthyotomus*. Mit Ausnahme von *Ixodes*, der überhaupt nach dieser Richtung hin noch nicht untersucht worden ist, konnten in allen diesen Fällen im Bereiche des Vorderdarmes gelegene Drüsen, nämlich die Schlund- oder Speicheldrüsen als die Quellen des hämophilinen Secretes nachgewiesen werden. Bei *Ichthyotomus* speciell kommt hierzu noch das vorderste, allein fungirende Paar der sogenannten serialen Drüsen.

Für Jeden, der sich nicht darauf beschränkt, die einzelnen Organismen und ihre Organe als eben so viele schlechthin gegebene, beziehungslose Facta hinzunehmen, muss es eine in hohem Maasse auffällige Erscheinung bilden, dass dieselben Schlunddrüsen, welche bei der Mehrzahl aller Gattungen einer gegebenen Gruppe Verdauungsfermente liefern, anstatt dessen bei einer parasitisch lebenden Minderzahl in der Herstellung eines hämophilinen Secretes aufgehen. Die Thatsache, dass die meisten Organe dieser Parasiten vollkommen mit jenen ihrer nicht parasitisch lebenden Verwandten übereinstimmen, legt den Schluss nahe, dass auch solche Organe der parasitischen Minderzahl, welche Abweichungen darbieten, ursprünglich mit den entsprechenden der Mehrzahl übereingestimmt hatten. In unserem Falle heisst das aber: die hämophilinen Schlunddrüsen Blut saugender Parasiten waren ursprünglich Verdauungsfermente absondernde Speicheldrüsen, und diese haben sich erst in Folge der parasitischen Lebensweise allmählich in jene umgewandelt. Allmähliche Umwandlung, hervorgerufen durch veränderte Lebensbedingungen. Anfangs, so pflegen wir bei dieser Erklärungsweise zu schliessen, waltete neben der neuen Lebensweise die alte noch vor, Blut wurde nur gelegentlich gesogen, bis sich schliesslich die Organisation so weit modificirt hatte, dass das nur gelegentlich Geschehene zur Regel werden konnte. Diese Vorstellungsweise ist zwar überaus einleuchtend, aber es macht sich doch immer beim consequenten Ausdenken solcher Umwandlungs-Möglichkeit die Bedingung geltend, dass die supponirte neue Function schon irgendwie und irgendwo vorhanden gewesen sein musste, damit sie sich überhaupt geltend machen konnte, die Bedingung also, welche DOHRN (75, p. 60) seiner Zeit zur Aufstellung seines Functionswechsel-Princips geführt hat.

Dieser Bedingung lässt sich nun, was die Umwandlung von Speicheldrüsen in hämophile Drüsen betrifft, in einer, wie ich glaube, befriedigenden und für manche ähnliche Fälle vorbildlichen Weise Genüge leisten.

Aus der immensen Litteratur über Hämophilie und über Blutgerinnung, aus der zu

citiren ich mir hier versagen muss, hat sich schon jetzt als gesicherte Einsicht ergeben, dass durch Injection von Zell- oder Gewebe-Extracten der verschiedensten Thiere, wie der von Muscheln, Schnecken, Würmern, Krebsen und Hunden die Coagulationsfähigkeit des Blutes bedeutend herabgesetzt werden kann. Und das gleiche Resultat hat auch die Injection von Pepton oder Propepton zur Folge. Andererseits führte die schon oben p. 67 citirte Untersuchung von FRANZ über den »die Blutgerinnung aufhebenden Bestandtheil des medicinischen Blutegels« zu dem Resultate, dass es sich bei dem Hämophilin von *Hirudo*, dem Herudin, um eine den Peptonen sich nähernde Albumose handele. Wenn demnach die verschiedenen Gewebe-Extracte pepton-ähnlich wirken, und das Hämophilin sich den Peptonen ähnlich verhält, so dürfen wir wohl daraus den Schluss ziehen, dass das anticoagulirend wirkende Princip einen allgemeinen Gewebe-Bestandtheil bilde, und lässt man diesen Schluss gelten, dann dürfen wir weiter folgern, dass ähnlich wie die verschiedenen anderen Gewebe, so auch das der Schlund- oder Speicheldrüsen schon vor ihrer Umwandlung mit diesem Bestandtheile ausgerüstet waren. Ist aber in dem umzuwandelnden Organe die neue Function, wenn auch nur latent und in geringem Grade, nachgewiesen oder nachweisbar, dann können wir uns auch ihre Steigerung auf Kosten der alten vorstellen.

Wie es Zell- oder Gewebe-Extracte gibt, welche die Gerinnung hemmen, so gibt es auch solche, welche die Gerinnung befördern; es sei nur der in dieser Hinsicht so bedeutsamen Entdeckung DELEZENNE's (97, p. 333) in Bezug auf die Einwirkung der Gewebesäfte auf das Vogelblut gedacht. Im Gegensatze zu der bis dahin herrschenden Ansicht, dass das Vogelblut besonders rasch spontan gerinne, fand nämlich dieser Forscher, dass umgekehrt dieses Blut, wenn es nur unter Ausschluss jeder fremden Beimengung aufgefangen wird, Tage lang flüssig bleibe. Es genügt aber die Berührung mit den Wundrändern, überhaupt eine Spur von Gewebesaft eines Vogels, um dieses Blut momentan zur Gerinnung zu bringen. DELEZENNE (l. c. p. 346) schliesst:

»Cette experience montre d'une façon très saisissante qu'il existe, chez les oiseaux, une relation des plus étroites entre l'activité coagulante des organes et la faible coagulabilité du sang. On comprend d'ailleurs aisément que, s'il n'en était pas ainsi, ces animaux seraient exposés aux hémorragies les plus redoutables à la moindre plaie. Cette suractivité de l'action coagulante des tissus acquiert donc chez les oiseaux une signification toute particulière et mérite d'être considérée comme une véritable fonction de défense.«

Die Gewebe sind demnach nicht nur mit gerinnungshemmenden, sondern auch mit gerinnungsbefördernden Substanzen ausgerüstet. Aber nur die ersteren haben sich in specifischen Drüsen concentrirt, die letzteren nicht. Und das ist verständlich; denn während es in Bezug auf die gerinnungshemmenden Substanzen darauf ankommt, dass sie an einem durch die Gesamtorganisation des Parasiten vorgezeichneten Punkte nach aussen entleert und dem zu saugenden Blute beigemischt werden, beruht umgekehrt die Bedeutung der gerinnungsbefördernden Substanzen für den Organismus auf ihrer diffusen Anordnung.

Ist das im Vorstehenden versuchte Erklärungsprincip für die Entstehung der hämophilinen Drüsen richtig, dann wird seine Bedeutung auch nicht auf diese Drüsen allein be-



schränkt bleiben. Es dürfte zum Beispiel die anscheinend so bizarre Thatsache, dass bei gewissen Oligochäten und bei *Peripatus* die vordersten Nephridien, die sogenannten Peptonephridien, sich zu Speicheldrüsen umgewandelt haben, am ehesten von dem Gesichtspunkte aus verständlich sein, dass in allen den Geweben auch derjenige Bestandtheil schon enthalten ist, der in den Speicheldrüsen auf Kosten der anderen vorwaltet. Und nichts steht im Wege, diesen Gesichtspunkt auf alle Drüsen auszudehnen, das heisst sie als einseitige Accumulatoren schon im elementaren Gewebe enthaltener Substanzen oder Potenzen zu betrachten. Wissenschaftlich dürfte sich dieser Gesichtspunkt jedenfalls fruchtbarer erweisen, als jener, welcher zur Erklärung der auf den ersten Blick so räthselhaften electiven Drüsenenthätigkeit die noch viel räthselhaftere »Lebenskraft« herbeizieht.

#### 4. Über die Autotomie von *Ichthyotomus*.

Dass *Ich.* in hohem Maasse zur Autotomie befähigt ist, habe ich schon im anatomischen Theile dieser Schrift an verschiedenen Stellen hervorgehoben, insbesondere da, wo die im Dienste der Autotomie stehenden Organtheile beschrieben wurden. So, um nur an das Wichtigste zu erinnern, im Abschnitte »Muskulatur« (oben p. 15) Ringmuskeln, deren Aufgabe darin besteht, die Leibeswandungen der zu trennenden Segmente durchzureissen, daher ihr Name Autotomuskeln. Ferner im Abschnitt »Darmkanal« (oben p. 49) Sphincteren, welche aus mehreren dorsal und ventral verkitteten Halbreifen bestehen. Die normale Function dieser genau auf den Segmentgrenzen gelegenen und eigentlich den Dissepimenten (vergl. oben p. 139) zugehörigen Sphincteren besteht zwar darin, die aufeinanderfolgenden Darmkammern gegeneinander abzuschliessen; überschreitet aber ihre Contraction eine gewisse Grenze, und das geschieht eben bei dem autotomischen Acte, so reissen sie den Darm durch. Dadurch dass diese Sphincteren aus mehreren Reifen bestehen, und der Riss stets zwischen den Reifen hindurchgeht, ist dafür gesorgt, dass das Darmende von Thieren, welche autotomisch Segmente abgestossen haben, sofort wieder zum Verschlusse gelangt. Dass sich auch künstlich an conservirten Thieren die Segmente den autotomischen Risslinien conform voneinander trennen lassen, und wie günstig so isolirte Segmente für das Studium der topographischen Anatomie, insbesondere aber für dasjenige des podialen Nervensystems sind, hat sich ebenfalls schon aus der vorhergehenden Untersuchung ergeben.

Wenn auch nicht Autotomie im strengen Sinne des Wortes, so doch Abstossen mehr oder weniger zahlreicher Segmente im Dienste der Geschlechtsthätigkeit, ist bei der *Ich.* am nächsten stehenden Familie, nämlich bei den Syllideen, sehr verbreitet. Mit der Geschlechts-

thätigkeit hat aber die Autotomie von *Ich.* nichts oder nichts mehr zu thun; denn unter der grossen Zahl der von mir untersuchten Exemplare habe ich nie solche gefunden, welche auch nur die geringsten Anzeichen von Knospung oder auch nur von Ausbildung eines einseitig sexuell differenzirten Leibesabschnittes dargeboten hätten. Das teleologische Moment muss daher bei unserem Parasiten in seiner Selbsterhaltung begründet liegen, und dass diese sowie noch mannigfache andere Motive der Autotomie zu Grunde liegen können, hat RIGGENBACH (02, p. 876) zuletzt ausführlich dargelegt. Was speciell *Ich.* betrifft, so beweist die verhältnissmässig grosse Zahl solcher Individuen, deren Hinterende in Regeneration begriffen ist, dass er nicht selten in die Lage kommt, von seiner Thätigkeit zu autotomiren Gebrauch zu machen. Unser Parasit hat, wie jedes Geschöpf, Feinde, welche ihm nachstellen; vielleicht kleine Fische, die nach seinem Hintertheile schnappen, und da ist es von Vortheil, wenn das erfasste Stück glatt und blutlos, das heisst autotomisch abreisst. Dass aber solch autotomischer Act unter Umständen auch gegen innere Feinde gerichtet sein kann, dafür will ich folgende von mir gemachte Beobachtung mittheilen. Ein mit absterbenden *Myrus*-Flossen zusammen in einem Gefässe gehaltenes Exemplar von *Ich.* war in seinen hinteren Segmenten stark durch Infusorien und Bacterien inficirt worden. Unser Wurm autotomirte nun die betreffenden Segmente, und während diese buchstäblich vom inficirenden Material erfüllt waren, erwies sich das Wurmende vollkommen frei von solchen. Natürlich wurde dieses in dem Infectionsherde verbliebene Thier von Neuem inficirt; aber es autotomirte auch von Neuem, und das wiederholte sich viermal, bis der Rest nur noch aus dem Kopfe und wenigen Segmenten bestand, die ebenfalls bald zu Grunde gingen. Wäre nun aber der Parasit unter natürlichen Bedingungen irgendwie inficirt worden und hätte er, anstatt wie in dem geschilderten Falle, der Fortdauer der Infection unterworfen zu bleiben, in einem hygienisch zuträglicheren Medium existirt, so würde wohl die Autotomie das Weitergreifen der Infection verhindert haben.

Es erinnert diese meine Beobachtung an einen ähnlichen Fall, welchen GIARD (97, p. 350) als »autotomie parasitaire« beschrieben hat, nämlich an die Serpuliden *Salmacina* und *Filograna*, in deren Leibe gewisse Copepoden ihre Entwicklung durchmachen, um sodann unter Zerreißen der Körperwandungen ihrer Wirthe ins Freie zu gelangen. Der so beschädigten Segmente entledigen sich nämlich die genannten Polychäten ebenfalls durch Autotomie.

Wir haben RIGGENBACH (02, p. 783) eine Zusammenstellung der im ganzen Thierreiche bekannt gewordenen Fälle von Autotomie zu verdanken. Zur Vervollständigung seiner Zusammenstellung, und zwar speciell der die Anneliden betreffenden, kann ich noch *Polynoë areolata*, *Sthenelais dendrolepis* und *Ophiodromus flexuosus* anführen, welche alle ebenso glatt und blutlos zu autotomiren vermögen wie *Ich.*

## 5. Über die Locomotion der Anneliden.

Unsere Kenntnisse über die Locomotion der Anneliden beschränken sich auf ganz allgemeine Angaben wie, dass gewisse Arten schlängelnd schwimmen, andere vermittelt ihrer Podien gehen, andere endlich ihren Körper peristaltisch fortbewegen. Wie aber diese verschiedenen Arten der Progressivbewegung im gegebenen Falle sich abspielen, welcher Antheil insbesondere der Stammes- und welcher der Podium-Muskulatur zukommt, darüber erfahren wir aus jenen Angaben nichts und konnten auch nichts darüber erfahren, weil es eben an einer der hierfür unerlässlichen Vorbedingungen, nämlich an der genügenden Kenntniss der Podium-Muskulatur, fehlte. In Anbetracht dieses Sachverhaltes einer- und in Anbetracht der überraschend hoch ausgebildeten Podium-Muskulatur von *Ich.* andererseits, habe ich mir trotz der so geringen Körpergrösse unseres Parasiten angelegen sein lassen, zunächst seine Ortsbewegung zu studiren und nach Möglichkeit die im Anatomischen Theil beschriebene Muskulatur damit in Einklang zu bringen. In dem Maasse aber, als sich die Einsicht in diese Verhältnisse vertiefte, ergab sich auch, dass die Locomotion von *Ich.* durch Factoren mit bedingt wird, welche in der heutigen Lebensweise des Parasiten keine Gelegenheit mehr zu ihrer Bethätigung finden, und es mussten aus diesem Grunde insbesondere auch solche Arten mit in den Kreis der Untersuchung gezogen werden, welche sich im Gegensatze zu unserer Ausgangsform auch heute noch als gute Schwimmer darstellen.

Demgemäss werde ich mein Thema der Reihe nach in folgenden Kapiteln zur Darstellung bringen: a. Analyse der Anneliden-Locomotion unter Zugrundelegung der Locomotion von *Ichthyotomus*. b. Über die Locomotion verschiedener anderer Polychäten. c. Zusammenfassung der im vorhergehenden Kapitel festgestellten Thatsachen. d. Über die Locomotion der Oligochäten und Hirudineen. e. Allgemeines über Anneliden-Locomotion. f. Locomotion und Innervation.

### a. Analyse der Anneliden-Locomotion unter Zugrundelegung der Locomotion von *Ichthyotomus*.

Aus der anatomischen Untersuchung (oben p. 77—88) hat sich ergeben, dass jedem der verschiedenen Componenten des Podiums auch mehr oder weniger von einander unabhängige Muskulaturen eigen sind. So dem Parapodium Vorwärts- und Rückwärtszieher sowie Heber und Senker; dem Chätopodium s. str., also den Borstendrüsen ohne Acicula, Protractoren, Retractoren und Borstenspreizer; der Acicula ebenfalls Protractoren und Retractoren, deren Aufgabe aber nicht etwa darin besteht, die Acicula activ vor- oder zurückzuziehen, sondern darin, dem ihr durch die fest mit ihr verbundenen Borsten-



drüsen mitgetheilten Vor- resp. Rückstoss antagonistisch entgegen zu wirken. Bei ausgestrecktem Chätopodium jedoch kommen wenigstens die Protractoren auch zu selbständiger Bethätigung, indem sie die Borstenfächer mittelst der Acicula nach den verschiedensten Richtungen hin unabhängig vom Parapodium zu bewegen vermögen. Es kann demnach dank diesen so verschiedenartigen Muskelversorgungen 1. das Parapodium vorwärts und rückwärts gezogen, gehoben und gesenkt, es kann 2. das Chätopodium s. str. vorgestreckt und zurückgezogen, und es kann endlich 3. der Borstenfächer des ausgestreckten Chätopodiums mittelst der Acicula-Protractoren (unabhängig vom Parapodium) auch vorwärts und rückwärts gezogen sowie gehoben und gesenkt werden. Dies sind die Möglichkeiten, und aus dem Nachfolgenden wird sich ergeben, dass alle diese Möglichkeiten beim Functioniren der Podien auch ihre Verwirklichung finden.

Fasst man bei einem sich langsam vorwärts bewegenden *Ich.* zunächst Ein Podienpaar ins Auge, so sieht man, dass die Paarlinge während der Fortbewegung nicht etwa gleichzeitig vorwärts und gleichzeitig rückwärts gezogen werden, sondern dass diese Bewegung alternirend geschieht. Bewegt sich nämlich das rechte Podium rostrad, so bewegt sich gleichzeitig um denselben Betrag das linke caudad, und gelingt es nur ein Paar lange genug im Auge zu behalten, so überzeugt man sich, dass diese alternirende Bewegung durchaus rhythmisch verläuft. Das Vorsetzen des rechten und Rücksetzen des linken Podiums erfolgt so einheitlich, als ob beide durch eine feste Achse miteinander verbunden wären, und in Folge dessen erinnert auch diese ihre Bewegung auffallend an die des Paddelns mit einem Canoe-Doppelruder.

Es ist zur Vermeidung langer und öfters zu wiederholender Umschreibungen nothwendig für die verschiedenen Arten von podialer Locomotion prägnante Termini technici zu haben, und aus diesem Grunde werde ich im Nachfolgenden die eben geschilderte alternirende Bewegung, wo die Podien eines gegebenen Segments im entgegengesetzten Sinne schlagen, als opponirte Podien-Stellung, resp. als Locomotion bei opponirter Podien-Stellung, oder auch als Paddeln bezeichnen. Im Gegensatze hierzu ergibt sich dann für jene Bewegung, wo kein solches Alterniren stattfindet, wo im Gegentheil die Podien eines gegebenen Segments gleichzeitig vor- und auch gleichzeitig zurückgesetzt werden, also in gleichem Sinne oder in gleichen Phasen schlagen, der Terminus äquale Podien-Stellung oder Locomotion bei äqualer Podien-Stellung, eine Stellung, welche zwar, wie weiterhin gezeigt werden wird, bei keinem Anneliden, wohl aber bei *Peripatus* und gewissen Myriopoden vorkommt (vergl. die Textfiguren auf der nächsten Seite).

Gleichzeitig mit dem Paddeln der Parapodien erfolgt bei den auf festem Grunde sich bewegenden Würmern auch eine Bewegung der Chätopodien, und zwar derart, dass an dem rostrad schlagenden Parapodium der Borsten-Fächer eingezogen und an dem caudad schlagenden dieser Fächer ausgestreckt erscheint. Das Vorstrecken erfolgt in dem Momente, wo das betreffende Parapodium das Extrem seiner Vorwärts-Bewegung, das Einziehen umgekehrt in jenem, wo es das Extrem seiner Rückwärts-Bewegung erreicht hat. Der Sinn dieser Ein-

richtung ist leicht einzusehen. Da die Rückwärts-Bewegung oder der Rückschlag die active Phase darstellt, so genügt es, wenn der Borsten-Fächer erst dann vorgestreckt wird, wenn diese Phase einsetzt. Indem sich nun die meist zahlreichen Borsten an den Unebenheiten des Grundes festhaken, schaffen sie für das Nachziehen des Leibes vermittelt der Längsmuskulatur den nöthigen Halt. Dadurch aber, dass bei der passiven Vorwärts-Bewegung, also beim Vorschlage die Borsten-Fächer zurückgezogen werden, wird nicht nur der Widerstand vermindert, das heisst Kraft gespart, sondern es bleiben auch die Borsten-Fächer davor bewahrt, in Unordnung zu gerathen. Wir werden weiterhin sehen, dass bei den guten Schwimmern



Fig. 25. Schematische Darstellung der Locomotion bei opponirter Podien-Stellung, und zwar alterniren einzelne Podien-Paare im opponirten Vor- und Rückschlage. (Es paddeln einzelne Podien-Paare.)

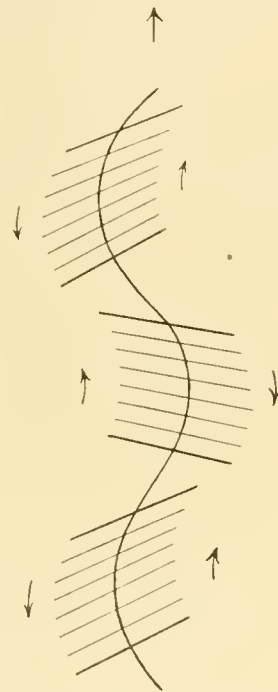


Fig. 26. Schematische Darstellung der Locomotion bei opponirter Podien-Stellung, und zwar alterniren Gruppen von Podien-Paaren im opponirten Vor- und Rückschlage. (Es paddeln Gruppen von Podien-Paaren.)

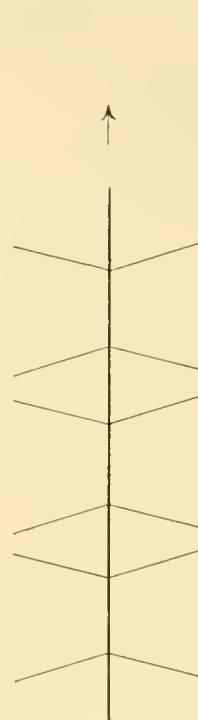


Fig. 27. Schematische Darstellung der Locomotion bei äqualer Podien-Stellung, und zwar alterniren einzelne Podien-Paare im äqualen Vor- und Rückschlage.

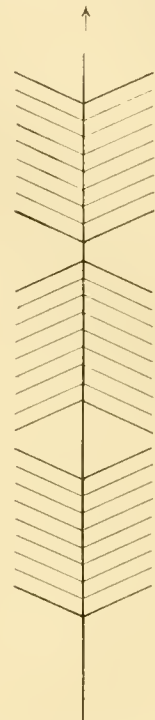


Fig. 28. Schematische Darstellung der Locomotion bei äqualer Podien-Stellung, und zwar alterniren Gruppen von Podien-Paaren im äqualen Vor- und Rückschlage.

ein solches Zurückziehen der Borsten-Fächer in der Regel nicht stattfindet, richtig gewürdigt werden kann aber dieser Gegensatz erst in einem folgenden Kapitel (vergl. unten Kap. e), nachdem der Leser auch mit der Analyse der Schwimmbewegung bekannt geworden ist.

Was nun die opponirte Podien-Stellung im Verlaufe einer Segment-Reihe betrifft, so sind folgende Möglichkeiten gegeben: 1. die, dass sämtliche opponirte Podien-Paare der Reihe im selben Sinne schlagen; das kommt überhaupt nicht vor.

2. die, dass consecutive opponirte Podien-Paare in entgegengesetztem Sinne schlagen, dass also einzelne Podien-Paare paddeln (vergl. Textfigur 25), was zwar nicht bei *Ich.*, wohl aber, wie sich aus dem Nachfolgenden ergeben wird, vereinzelt bei anderen Polychäten vorkommen kann. In diesem Falle ist, wenn in einem gegebenen Paare das rechte Podium rostrad und das linke caudad gerichtet steht, in dem nachfolgenden oder vorhergehenden Paare umgekehrt das rechte Podium caudad und das linke rostrad gerichtet. Hierauf beruht es, dass von je 3 successiven Podien einer Seite abwechselnd je 2 einander sehr genähert und je 2 weit voneinander entfernt zu stehen kommen, oder dass je 2 successive Podien einer Seite abwechselnd die Spitze und die Basis eines gleichschenkligen Dreiecks bilden. Es geht hierbei die Bewegung der einzelnen Podien-Paare derart vor sich, wie wenn reihenförmig hintereinander gehende Menschen »ausser Schritt« marschiren, so dass beim ersten der rechte Fuss vor und der linke zurück, beim zweiten umgekehrt der linke vor und der rechte zurück gesetzt steht u. s. w. Nur muss man sich, um das Vergleichsbild vollständig zu machen, den rechten und linken Fuss jedes Marschirenden derart fest miteinander verbunden denken, dass sie nur gleichzeitig, also im Sprunge, vor- und zurückgesetzt werden können, entsprechend dem Paddeln der Würmer. Die 3. Möglichkeit endlich ist die, dass verschieden zahlreiche Gruppen consecutiver, opponirter Podien-Paare in entgegengesetztem Sinne schlagen, dass also Podien-Gruppen paddeln (Textfigur 26). Das ist der bei *Ich.* und, wie ich gleich vorgreifend hinzufügen will, der weitaus bei den meisten sei es gehenden, sei es schwimmenden Polychäten verwirklichte Fall.

Bei *Ich.* setzen sich die einzelnen Gruppen aus 7—8 Podien-Paaren zusammen; genau die Zahl festzustellen, ist ohne chronophotographische Hilfe kaum thunlich, aber auch nicht unumgänglich nothwendig, da es principiell Nichts ändert, ob die einzelnen Gruppen aus 7 oder 8 Paaren bestehen. Beim Paddeln von Podium-Gruppen sind also, wenn 8 Podien rechter Seite rostrad gerichtet stehen, ihre 8 Genossen linker Seite caudad gerichtet und umgekehrt. Erinnert das Paddeln einzelner Podium-Paare an das Marschiren ausser Schritt, so erinnert das Paddeln von Podium-Gruppen an den Passgang; nur muss man sich im gegebenen Falle Zelter mit 8 anstatt mit 2 Beinpaaren vorstellen. Wie beim Paddeln einzelner Podien-Paare von je 3 successiven Podien einer Seite abwechselnd je 2 einander sehr genähert und je 2 weit voneinander entfernt zu stehen kommen, so auch beim Paddeln von Podium-Gruppen, das heisst, es verhalten sich im letzteren Falle die einzelnen Podium-Gruppen ebenso zu einander wie im ersteren Falle die einzelnen Podium-Paare.

Auf der Seite, wo bei unserem in Bewegung begriffenen Wurme die Podien einer gegebenen Gruppe rostrad gerichtet sind, weisen die betreffenden Körperabschnitte bogenförmige Einbuchtungen, und auf jener Seite, wo die correspondirenden Podien der Gruppe caudad gerichtet sind, weisen dieselben Körperabschnitte entsprechende Ausbuchtungen auf (vergl. Textfigur 26 p. 192). Wie die Podium-Gruppen jederseits regelmässig alterniren, so alterniren auch die Ein- und Ausbuchtungen oder Bögen, so dass diese in ihrer Gesamtheit eine Wellenlinie darstellen, und zwar eben die



Wellenlinie, welche für die schlängelnde oder undulirende Ortsbewegung so charakteristisch ist.

Wie kommen nun diese Bögen zu Stande? Keinesfalls unter Betheiligung der Podien, indem ja diese durch ihre Muskelversorgung zu nichts Anderem befähigt sind, als vorwärts und rückwärts gezogen, sowie gehoben und gesenkt zu werden. Es muss eine andere Kraftquelle sein, durch welche jeweils die Verkürzung an der concaven Seite der Bögen verursacht wird, und diese Kraftquelle liegt in der Stammesmuskulatur, speciell in der Längsmuskulatur. Die concave Seite des Bogens ist demnach die active; an ihr werden die Längsmuskeln contrahirt, die convexe Seite dagegen ist die passive, ihre Längsmuskulatur ist gedehnt. Nachdem sich aber die concave Seite wieder gerade gestreckt hat, wird sie nun ihrerseits zur convexen Seite und so weiter in rhythmischer Folge in der Richtung rostro-caudad oder umgekehrt. Auf solche Weise wird der Körper ungefähr um eben so viel abwechselnd dextrad und sinistrad nach vorwärts gezogen und geschlagen, als die Peripherien der Bögen ihre Schnen an Länge übertreffen. Die undulirende Ortsbewegung ist also die Resultante zweier entgegengesetzter Theilbewegungen, nämlich einer rostrad und rechts sowie einer rostrad und links gerichteten, und aus diesem Grunde projecirt sich auch die Fortbewegung als Zickzack- oder, abgerundet, als Wellenlinie. Dass aber geradlinige Fortbewegung zu Stande kommt, beruht darauf, dass beiderseits gleich viele und gleich grosse Bögen in regelmässigem Wechsel sich spannen und entspannen, also auf Symmetrie und Rhythmus. Es hat demnach dieser Theil der Locomotion von *Ich.* (sowie von zahlreichen anderen Anneliden) in seiner Gesamterscheinung eine grosse Ähnlichkeit mit den lateralen Undulationen kriechender Schlangen oder schwimmender Aale. Aber es waltet doch insofern ein sehr gewichtiger Unterschied, als die Anneliden gegenüber diesen der Extremitäten ganz oder nahezu entbehrenden Vertebraten in ausgiebigster Weise mit Extremitäten oder Podien ausgerüstet sind, und dies führt uns zur Frage, wie die eingangs geschilderte podiale und die eben geschilderte undulatorische Locomotion bei unserem Wurm zusammenwirken.

Dass bei diesem Zusammenwirken die undulatorische Locomotion in keiner Weise von der podialen beherrscht wird, das lässt sich schon daraus schliessen, dass in der Organisation des Podiums, wie bereits oben erwähnt wurde, keine Einrichtung vorgesehen ist, welche eine derartige Abhängigkeit zu bewirken vermöchte. Über allen Zweifel erhoben wird aber die Selbständigkeit der Undulation durch einige unten p. 204 u. 209 mitzutheilende Experimente an grösseren Anneliden wie *Nephtys* und *Nereis*, wo ich nach Möglichkeit die Podien abtrug, ohne dass die Undulation dadurch merklich beeinträchtigt worden wäre. Es gilt aber nicht Gleiches umgekehrt; denn wenn sich auch die einzelnen Podien, was ihre Muskulatur resp. ihre Bewegungs-Möglichkeiten betrifft, der die Undulation verursachenden Längsmuskulatur gegenüber durchaus unabhängig verhalten, so erstreckt sich diese Unabhängigkeit doch nicht auf den Modus des Schlagens der Podien-Paare sowie auf den der Gruppen von Podien-Paaren. Ich bin nämlich durch das Studium der schwim-

menden Formen zur Überzeugung gelangt, und muss diese, obwohl es sich um eine Schlussfolgerung handelt, zum besseren Verständniss meiner Auseinandersetzung schon hier vorweg erwähnen: ich bin zu der Überzeugung gelangt, dass die opponirte Podien-Stellung eine nothwendige Folge der ursprünglicheren undulatorischen Locomotion ist, und dass sich das Unduliren und Paddeln der auf festem Grunde sich bewegenden Würmer nur daraus erklären lässt, dass sie ursprünglich Schwimmer gewesen sind. Bei den Schwimmern nämlich, wo die paddelnden Gruppen aus so viel zahlreicheren Podien-Paaren bestehen, das heisst, wo die Bögen oder Halbwellen so viel länger und in Folge dessen auch die Amplitude der Wellen sowie die Intensität ihrer Schwingungen so viel grösser ist als bei den auf festem Grunde sich Bewegenden, bei den Schwimmern sieht man ohne Weiteres ein, dass die auf der verkürzten concaven Seite gedrängt und die auf der convexen Seite klaffend stehenden Podien unmöglich paarweise simultan schlagen (oder äqual stehen) können, weil ein wirksamer Rückschlag nur auf der Seite überhaupt möglich, wofür Raum ist, nämlich je auf der gedehnten oder convexen Seite der Bögen, wie nebenstehende Textfigur veranschaulicht. Wenn aber die Podien-Paare oder die Gruppen solcher nur je auf Einer Seite der Bögen, nämlich der convexen, wirksam caudad schlagen können, so müssen sie nothgedrungen je auf der anderen Seite, nämlich auf der concaven, rostrad schlagen, um eben, wenn diese Seite zur convexen wird, zum Rückschlage bereit zu sein, das heisst, Vor- und Rückschlag eines gegebenen Bogens muss ebenso alterniren, wie die Concavität und Convexität des Bogens alternirt.

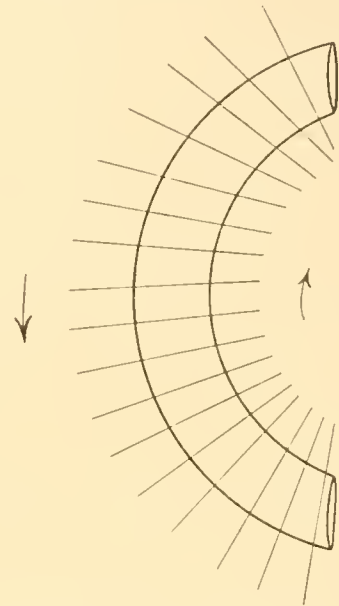


Fig. 29. Schema zur Veranschaulichung der Thatsache, dass bei gegebener Undulation des Stammes für den activen Rückschlag der Podien nur auf der convexen Seite der Halbwellen oder Bögen Raum vorhanden ist, dass also die opponirte Podien-Stellung und der sogenannte paradoxe Rückschlag nothwendige Folgen der die podiale Locomotion beherrschenden Undulation sind.

Es lassen sich demnach die zwei fundamentalen durch Beobachtung festgestellten Thatsachen der Anneliden-Locomotion, nämlich die opponirte Podien-Stellung und der wirksame Rückschlag auf der convexen Seite der Bögen lediglich als die nothwendigen Folgen der die podiale Locomotion beherrschenden Undulation begreifen. Und von diesen zwei Thatsachen ist die letztere die fundamentalere, in welcher eigentlich die erstere schon implicite enthalten ist, das heisst die opponirte Podien-Stellung entsteht eben dadurch, dass der wirksame Rückschlag der Podien nur je auf Einer Bogenseite, und zwar je auf der convexen, überhaupt möglich ist.

Um nun auf das Zusammenwirken von podialer und undulatorischer Locomotion zurückzukommen, so entsteht zunächst die (übrigens nur für die Schwimmer erheblich in Betracht

kommende, Frage, wo bei der undulatorischen Locomotion der Accent der Fortbewegung liegt. ob auf der concaven oder auf der convexen Seite des Bogens, das heisst, ob das mit der Verkürzung (Bogen-Spannung) nothwendig einhergehende Nachziehen, oder das mit der Streckung (Bogen-Entspannung) nothwendig einhergehende Vorschnellen die ausgiebigere Theilbewegung repräsentirt. Gleich ausgiebig können die beiden nicht sein, denn sonst käme ja überhaupt keine Progressivbewegung zu Stande. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass der fragliche Accent auf der convexen Seite der Bögen liegt, dass also die Progressivbewegung auf dem Entspannen der Bögen oder auf dem Vorschnellen beruht.

Wenn wir nun weiter fragen, auf welcher Seite des Bogens die active Phase des Podien-Schlages oder der Rückschlag einsetzen muss, um die undulatorische Bewegung zu unterstützen, so ist die Antwort für die mit intensiver Undulation sich bewegenden Schwimmer schon durch das Vorhergehende gegeben: dieser Rückschlag ist überhaupt nur auf der convexen Seite möglich. Anders verhält es sich aber mit den auf festem Grunde sich bewegenden Würmern, wo die Undulation nur wenig sich geltend macht. Bei ihnen müsste der Rückschlag der Podien auf der concaven Seite des Bogens geschehen, da wo die Längsmuskulatur contrahirt, da wo der Leib nachgezogen wird. In Wirklichkeit findet sich nun aber das Gegentheil: wie bei den Schwimmern so verläuft auch bei den auf festem Grunde sich Bewegenden (bei den Schwimmgängern) der podiale Rückschlag auf der convexen Seite der Bögen.

Die Thatsache war mir zur Zeit, wo ich über das Problem der Anneliden-Locomotion noch nicht orientirt war, so unverständlich erschienen, dass ich ihre Richtigkeit immer wieder bezweifelte und nicht zum Mindesten ihrethalben vergleichende Beobachtungen anstellte. Das Resultat war, dass bei allen Arten, deren Locomotion so wie bei *Ich.* bei opponirter Podien-Stellung vor sich geht, auf der concaven Seite der Bögen die Podien rostrad und auf der convexen Seite caudad schlugen. Die Erklärung dieses paradoxen Verhaltens ergab sich, wie ja schon das Vorhergehende gezeigt hat, aus dem Studium der Schwimmer, indem man eben bei ihnen, wo die Undulation so unvergleichlich viel ausgiebiger, ohne Weiteres einsieht, dass die active Phase der Podien, oder der Rückschlag der Ruder, frei und wirkungsvoll nur auf der gedehnten Seite des Bogens, wo die Podien gespreizt, und nicht auf der verkürzten Seite, wo die Podien zusammengedrängt stehen, erfolgen kann (vergl. Textfigur 29, p. 195).

Es ist eben der für die auf festem Grunde erfolgende Locomotion paradox erscheinende Verlauf der Phasen des Podien-Schlages, nämlich das Verhältniss des podialen Vorschlags und Rückschlags zu der Spannung und Entspannung der undulatorischen Bögen, die nothwendige Folge der Undulation und somit ein Erbstück ursprünglich schwimmender Lebensweise, und gestützt auf diese Einsicht soll nun festgestellt werden, in wie weit die Undulation und der mit ihr einhergehende paradoxe Verlauf der Podien-Phasen die Locomotion auf festem Grunde *de facto* beeinflusst.

Es wurde bereits hervorgehoben, wie sehr die Undulation der exquisiten Schwimmer



diejenige der auf festem Grunde sich Bewegenden an Intensität übertrifft, und um wie viel grösser die Länge und Amplitude der Wellen bei den ersteren, als bei den letzteren sich darstellt (vergl. Textfigur 30). Dementsprechend verliert nun aber auch der paradoxe Rückschlag viel von seiner Bedeutung; denn es lässt sich leicht einsehen, wie bei der geringen Spannung der Bögen die Podien auch auf der convexen Bogenseite wirksam nachzuziehen vermögen. Beweisend aber dafür, dass bei den auf festem Grunde sich Bewegenden die Undulation nur in geringem Grade zur Locomotion beiträgt, und dass letztere trotz dem paradoxen Verlauf der podialen Schwingungsphasen hauptsächlich durch die Podien bewirkt wird, ist das folgende Experiment: Gelingt es einen decapitirten, auf festem Grunde sich bewegenden Wurm (decapitirt, weil sich dann der sogenannte Umdrehreflex weniger stark geltend macht), etwa ein Exemplar von *Ich.* in der Supination zu erhalten und so die Podien mit ihren Borstenfächern locomotorisch auszuschalten, so fährt zwar ein solches Thier auch in der umgedrehten Lage fort mit dem Leibe zu unduliren und mit den Podien zu paddeln, aber die resultirende Progressivbewegung ist, entsprechend der geringen Amplitude und Intensität der Wellen eine sehr geringfügige. Exquisite Schwimmer dagegen, wie *Nephtys*, ähnlich behandelt, vermögen sich in der Supination fast ebenso rasch fortzubewegen wie in der Pronation, und dass dies nicht etwa darauf beruht, dass bei ihnen die Podien auch in der Supination fortfahren als Ruder zu fungiren, geht daraus hervor, dass der Podien beraubte (depodierte) Exemplare trotz merklicher Herabsetzung der Geschwindigkeit immer noch in relativ raschem Tempo in beiden Körperlagen zu schwimmen vermögen.

In wie geringem Grade nun aber auch immer die Undulation an der Ortsbewegung auf festem Grunde betheiligt sein mag, so bildet sie doch allein den Schlüssel zum Verständnisse dieser Ortsbewegung, weil eben lediglich durch die Undulation das einseitig active Schlagen der Podien und implicite die opponirte Podien-Stellung sowie der paradoxe Rückschlag verursacht wird.

Für die im Vorhergehenden analysirte, besondere Form von Locomotion auf festem

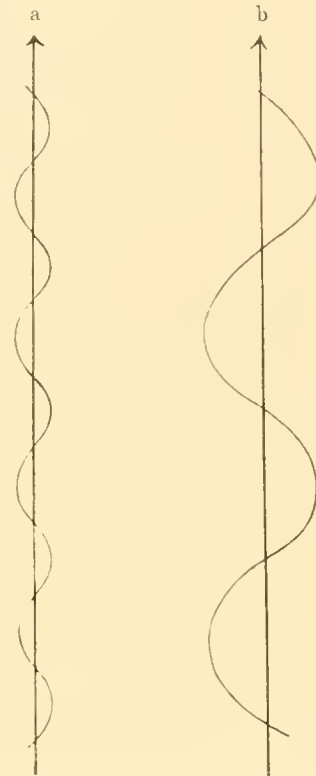


Fig. 30. Schematische Darstellung des Unterschiedes zwischen undulirend-podial sich bewegenden Schwimgängern (a) und undulirend-podial sich bewegenden Schwimmern (b).

- a Viele kurze Wellen von kleiner Amplitude schwingen mit geringer Intensität. Die einzelnen Halbwellen oder Bögen umfassen nur eine geringe Anzahl von Podien.
- b Wenige lange Wellen von grosser Amplitude schwingen mit grosser Intensität. Die einzelnen Halbwellen oder Bögen umfassen eine grosse Anzahl von Podien.

Grunde, welche durch die Undulation des Körpers und durch die opponirte Stellung der Podien, also durch die Erbstücke ursprünglich schwimmender Lebensweise charakterisirt ist, passt der Name Schwimmgang und Schwimmgänger am Besten; gibt es ja auch noch jetzt viele Polychäten, welche lediglich durch Steigerung der Amplitude und Intensität der Wellen ausgehend-paddelnder Bewegung in schwimmend-paddelnde überzugehen vermögen, so z. B. die Polynoiden. Und eben an einer Polynoiden, nämlich an *Polynoe cirrosa*, hat schon vor nahezu 5 Decennien DALYELL (58, p. 164) diese Abhängigkeit der zwei Bewegungsweisen Ausdruck verliehen, indem er schrieb: »the motion of the animal is very swift half running half swimming. But it likewise swims rapidly through the water, and with much more facility than any other of its tribe.« Geschaffen hat aber den passenden Ausdruck einer der wenigen modernen Forscher, welche sich mit dem Locomotions-Modus der Anneliden befasst haben, und auf dessen Arbeiten ich noch zurückzukommen habe, nämlich BOHN (03, p. 1694—1697); denn er nannte die in Rede stehende undulirend-podiale Locomotion »marche natatrice«.

Nach diesen unumgänglich gewesenen allgemeinen Feststellungen, welche, wie sich aus dem nächsten Abschnitte ergeben wird, für die Locomotion der meisten Polychäten maassgebend sind, mögen nun noch einige speciell *Ich.* betreffende Angaben folgen.

So wie auf der glatten Aalhaut, kann unser Parasit auch auf jeder anderen glatten Fläche, wie z. B. auf dem Boden von Glasgefässen, in seinem raschesten Tempo sich fortbewegen. Dazu befähigen ihn bis zu einem gewissen Grade schon die in den vorwärts gezogenen Podien zur Vorstreckung gelangenden Borsten, deren winzige Haken in die Unebenheiten der scheinbar glatten Flächen eingreifen, hauptsächlich aber die oben p. 71 beschriebenen segmentalen Spinndrüsen, deren klebriges Secret dem Gleiten auf solchen Flächen entgegenwirkt. Besonders rasch und geschickt bewegen sich jugendliche Thiere sowie die zu jeder Zeit schlanken ♂; träger und plumper dagegen ist die Fortbewegung der durch ihre voluminösen Ovarien dickleibig gewordenen ♀. Diese sind aber gerade deshalb besser zum Studium der einzelnen Bewegungen geeignet. Die Undulation ist zwar bei *Ich.* als Schwimmgänger entfernt nicht so ausgesprochen wie bei den weiterhin zu betrachtenden Schwimmern; gleichwohl lassen sich bei jeder seiner Gangarten die Elemente der Wellenlinie, die Bögen deutlich erkennen. Auch genügt es das Kopfbende in's Auge zu fassen, um sich davon zu überzeugen, dass dieses nicht etwa nur in der Richtung der Principalachse, sondern zugleich abwechselnd dextrad und sinistrad, also in einer Zickzack- oder, abgerundet, in einer Wellenlinie vorwärts bewegt wird. An mittelgrossen ca. 6 mm langen und ca. 60 Segmente zählenden Thieren lassen sich ungefähr 8 Bögen oder Halbwellen unterscheiden, so dass, wenn man von den ersten und letzten wenig ausgebildeten Segmenten absieht, 7 Podien-Paare auf jeden Bogen kommen. Mit der Steigerung des Locomotionstempos kommt zwar auch die Undulationslinie schärfer zum Ausdruck, nie aber derart, dass sich (wie bei den Schwimmern) der Körper vom Grunde erhebt, das heisst. bei *Ich.* geht der Schwimmgang niemals in Schwimmen über; auch in ein Bassin mit hohem Wasserstand gebracht, macht unser Parasit keinerlei Schwimmversuche, sinkt im Gegentheil regungslos

zu Boden. Nur unter Einer Bedingung kann er dazu gebracht werden, sich vom Boden zu erheben und für ein Paar Momente schwimmend zu erhalten, nämlich durch einen sehr kräftigen (schmerzhaften) Reiz. Er macht dann, aufspringend, abwechselnd jene bekannten schlagenden Bewegungen mit dem Vorder- und Hinterende, für welche ich die Bezeichnung peitschenförmige oder mastigoide Schwimmbewegung (vergl. unten Kap. e) brauchen werde. Ich habe gefunden, dass die meisten Polychäten, wie immer ihre eigentliche Locomotionsweise auch geartet sein möge, ja sogar viele der wenig beweglichen, Röhren bewohnenden, auf starken Reiz durch diese Schwimmbewegung reagiren. Es scheint sich daher um eine sehr weit verbreitete und ursprüngliche Locomotionsweise zu handeln, welche als Flucht- und Abwehr-Bewegung sich neben den anderen erhalten hat.

Die normale Locomotion kann bei *Ich.* an irgend einem Punkte des Körpers einsetzen und sich von da aus rostrad und caudad erstrecken; weitaus in den meisten Fällen aber setzt sie an einem der Körperenden, in der Regel am vorderen ein.

Der bei den heutigen Polychäten, insbesondere bei den eine beträchtliche Länge erreichenden und in Galerien oder in Röhren sich aufhaltenden vorherrschende Locomotionsmodus, nämlich das Kriechen oder, weil ja stellenweise auch die Podien mitwirken, der Kriechgang durch abwechselndes Contrahiren und Expandiren der Ring- und Längsmuskulatur, also durch Peristaltik der Stammes-Muskulatur, fehlt bei *Ich.* vollständig, was sich ohne Weiteres aus der starken Reduction der bei dieser Art der Ortsbewegung eine so erhebliche Rolle spielenden Ringmuskulatur erklärt.

Wie die meisten Polychäten, so wohnt auch *Ich.* die stark ausgeprägte Tendenz inne, sich mit der Bauchfläche der Unterlage zu gerichtet zu erhalten. Wie oft man auch den Versuch wiederholen mag, ein lebensfrisches Thier in die Supination zu bringen, stets wird es in die Pronation zurück zu gelangen trachten. Und auch dann fährt dieses Bestreben fort, sich geltend zu machen, wenn das Thier decapitirt wurde: aber in viel schwächerem Grade, und zwar in um so schwächerem, je mehr rostrad gelegene Segmente mit abgetragen worden waren, wogegen umgekehrt bei Erhaltung des Kopfes das Abtragen hinterer Segmente mit zunehmender Zahl entfernt nicht so abschwächend auf das Umdrehungsvermögen wirkt. Es folgt hieraus, dass für das Umdrehen des Körpers der Kopf, resp. das Gehirn nebst den cephalen Receptoren zwar nicht unumgänglich nothwendig sind, indem hierfür auch in den Segmenten des Stammes resp. in der Bauchganglienkette Vorrichtungen enthalten sein müssen, dass aber dieser Umdrehreflex doch durch irgend welche cephale Theile unterstützt wird. Was zunächst die fraglichen Vorrichtungen in den Körpersegmenten betrifft, so wurde schon im Abschnitt Nervensystem p. 112 und Sinnesorgane p. 125 erwähnt, dass ich jene aus dem sensorischen Abschnitte der Bauchstrangganglien austretenden und keulenförmig frei unter der Haut endigenden Markfaserbündel, welche ich unter dem Namen segmentale Ventralorgane beschrieben habe, für diejenigen Tangoreceptoren halte, welche wahrscheinlich den Umdrehreflex auslösen. Ich sage ausdrücklich wahrscheinlich, weil die Möglichkeit besteht, dass diese Ventralorgane auch für den Kriechgang



Reize zur Auslösung zu bringen haben. In Bezug auf den Antheil des Kopfes, resp. der cephalen Receptoren am Fungiren des Umdrehreflexes erinnere ich an die eigenthümliche Innervation der Fühlercirren, welche schon oben p. 108 und p. 125 mit der Körper-Orientirung in Zusammenhang gebracht wurde.

## b. Über die Locomotion verschiedener anderer Polychäten.

Auf Grund der im vorhergehenden Kapitel enthaltenen Analyse hat sich ergeben, dass von den zwei wesentlichen Componenten der Anneliden-Locomotion, nämlich von der undulatorischen und der podialen Bewegung, die undulatorische die ursprünglichere ist; denn während sie sich von der podialen Bewegung durchaus unabhängig erwies, zeigte sich letztere, wenigstens im Verlaufe ihrer beiderseitigen Phasen, durchaus von der undulatorischen beherrscht. Es schlagen nämlich die beiden Podien eines gegebenen Segments nicht gleichzeitig vor- und rückwärts, sondern alternirend, die Locomotion erfolgt nicht bei »äqualer«, sondern bei »opponirter« Podien-Stellung. Bei den Schwimmern mit grosser Amplitude der undulatorischen Wellen ist das gleichzeitige Rück- und Vorwärtsschlagen eines gegebenen Podien-Paares, also die »äquale Podien-Stellung« schon dadurch ausgeschlossen, dass für den wirklichen Rückschlag der Podien nur je auf einer, und zwar auf der gedehnten, convexen Seite der Bögen überhaupt Raum vorhanden ist, und da Vor- und Rückschlag der Podien ebenso alterniren müssen wie die Concavität und die Convexität der Bögen, so ergibt sich eben die opponirte Podien-Stellung oder das Paddeln als nothwendige Folge der Undulation. Diese für die Schwimmer ohne Weiteres einleuchtende Podien-Stellung erschien nun aber paradox für die zwar ebenfalls mit Undulation, aber auf festem Grunde sich bewegenden Arten, für die Schwimmgänger, weil bei ihnen, wo der Locomotions-Accent auf dem Nachziehen des Körpers liegt, die opponirte Podien-Stellung gerade umgekehrte Phasen aufweisen sollte, es müssten nämlich die Podien auf der concaven Seite der Bögen caudad und auf der convexen rostrad schlagen. Es konnte nun zwar gezeigt werden, dass de facto diese Podien-Stellung viel des Paradoxen dadurch verliert, dass bei den Schwimmgängern die Länge und Amplitude der Wellen sowie ihre Schwingungs-Intensität nur sehr gering, die Undulation daher auch nur wenig wirksam ist; aber der paradoxe Rückschlag als solcher bleibt doch als Problem bestehen, welches nur durch die Einsicht verständlich wird, dass die heutigen Schwimmgänger ursprünglich Schwimmer waren, und dass demgemäss bei ihnen die Undulation, der paradoxe Rückschlag und die implicite damit einhergehende opponirte Podien-Stellung eben so viele Erbstücke ihrer früheren schwimmenden Lebensweise darstellen.

Ist nun diese meine im Vorstehenden kurz recapitulirte Theorie der Anneliden-Locomotion richtig, so müssen sich ebenso wie bei *Ich.* und einigen anderen bereits im Vorhergehenden herangezogenen Arten ganz allgemein auch bei allen übrigen, sei es durch

Schwimmen, sei es durch Schwimmgang sich Bewegenden die 3 fundamentalen Thatsachen nachweisen lassen, auf welche sie sich stützt, nämlich:

1. Die Undulation, einerlei wie viel oder wie wenig sie zur Locomotion beitragen mag.

2. Die opponirte Podien-Stellung oder die Vorwärtsbewegung durch Paddeln.

3. Der active Rückschlag der Podien auf der convexen Seite der Bögen, also der paradoxe Rückschlag der Schwimmgänger.

Lediglich zur Feststellung dieser Punkte habe ich zwar die nachfolgende Untersuchung verschiedener Polychäten angestellt; aber daneben doch auch noch andere Momente ihrer Locomotion berücksichtigt. Ich beginne meine Schilderungen mit Schwimmern, und zwar mit:

### α. Familie der Nephthyden.

#### *Nephtlys scolopendroides* D. Ch.

Von den mir bekannten Polychäten ist *Nephtlys* einer der gewandtesten Schwimmer. Pfeilschnell sausen solche Thiere, solange sie lebensfrisch sind, durch das Wasser, und zwar stets dem Boden genähert. So vollkommener Locomotion entspricht natürlich auch die sie bewirkende Organisation. Bei starker Rückbildung der Ringmuskulatur sind die 4 Stränge der Längsmuskulatur so kräftig entwickelt, dass sie dem Körper im Querschnitt ein vierkantiges Aussehen verleihen. Überdies erfolgt, bevor sich der Wurm zum Schwimmen anschickt, wie mit einem Ruck, eine leichte Contraction dieser Muskulatur, und da auch die Haut, insbesondere die Cuticula, sehr widerstandsfähig ist, so erhält der Körper dadurch die für die Schwimmbewegungen nöthige Starrheit. Was die Parapodien betrifft, so weisen diese nicht nur eine hohe Gesamt-Ausbildung auf, sondern lassen auch eine speciell dem Schwimmen förderliche Gestaltung erkennen. Sie sind nämlich in der Richtung der Principalachse des Körpers stark comprimirt, in scharfen Firsten auslaufend und überdies mit blattartigen Hautfortsätzen, sogenannten Ruderlippen, besetzt. Schon in Folge dieser ihrer eigenen Oberflächenvermehrung repräsentieren die Parapodien von *N.* einen bedeutenden Rudercomplex; dazu kommen nun aber noch je zwei aus zahlreichen, überaus regelmässig nebeneinander zwischen den Ruderlappen eingepflanzt stehende, nicht retractile Borstenfächer, und wenn auch die einzelnen Borsten keine solche ruderähnliche Verbreiterungen wie z. B. bei der heteronereiden Phase von *Nereis* besitzen, so vermögen sie doch in ihrer Gesamtheit eine mächtige Ruderwirkung auszuüben. Endlich ist auch des oben p. 103 schon erwähnten sogenannten Bandapparats unseres Wurmes zu gedenken, in welchem EMERY (87, p. 375) ein complicirtes System quergestreifter, hauptsächlich zur Bewegung der Podien bestimmter Muskeln nachgewiesen hat.

Die Undulation von *Nephtlys* ist in Folge der bedeutenden Amplitude und des raschen Schwingens der Wellen oder der starken und raschen Spannung und Entspannung der Bögen (Halbwellen) überaus deutlich. So rasch und so gleichmässig erfolgt dem Körper entlang

das abwechselnde Spannen und Entspannen dieser Bögen, dass sich unserem Auge eine anhaltende, zierlich fortschreitende Wellenlinie darbietet. Gleichwohl genügt es, das an der Undulation nicht betheiligte Kopfeinde eines sich vorwärts bewegenden Wurmes zu verfolgen, um sich davon zu überzeugen, dass dieses Ende nicht etwa scharf parallel der Principalachse, sondern auch zugleich abwechselnd dextrad und sinistrad, also in jener Zickzacklinie sich bewegt, welche der Wellenlinie zu Grunde liegt.

In Bezug auf die Podien-Stellung von *N.* existiren zwei Angaben, welche, wenn sie richtig wären, meine Theorie in Frage stellen würden. Die eine betrifft *N. coeca* und stammt von JACOBI, die andere betrifft *Nephthys* und *Nereis* und stammt von LANKESTER. Was zunächst JACOBI betrifft, so sagt er (86, p. 10), nachdem er das undulatorische Fortschnellen des Wurmes hervorgehoben: »die Parapodien werden bei dieser Bewegung nach rückwärts an den Körper gelegt.« Und LANKESTER (05, p. 579) schreibt in einer für die hier erörterten Probleme äusserst wichtigen Abhandlung, auf die ich im nächsten Abschnitte eingehender zurückzukommen haben werde, Folgendes:

»On the other hand it is worth calling to mind that in some of the large marine Chaetopoda, viz. in *Nephthys* and *Nereis* (very few observations on the subject have been recorded) the process of locomotion (when it takes the form of swimming) is very definitely assisted by a powerful serpentine movement of the whole body left and right, whilst the parapodia exhibit a very rapid (far more rapid than in terrestrial walking Arthropods) swinging action, the phases of which are identical in the paired appendages of either side of a segment, and not antagonistic in spite of the undulation of the body.«

Diese beiden Angaben sind nun aber nicht richtig, was ja in Anbetracht, dass weder JACOBI, noch LANKESTER sich mit der Locomotion der Polychäten beschäftigt haben, auch nicht auffallend erscheinen kann.

Der Versuch, sich an einer lebensfrischen, rasch schwimmenden *Nephthys* über die Podien-Stellung orientiren zu wollen, ist hoffnungslos. Durch längere Gefangenschaft schlaff gewordene, oder besser, durch Alcohol anästhetisch gemachte Thiere, wo die Undulation und mit ihr die podiale Bewegung bedeutend verlangsamt sich abspielen, sind hierfür nöthig. An solchen kann man sich denn auch unschwer davon überzeugen, dass die Podien eines gegebenen Segments nicht auf beiden Seiten in identischen, sondern in antagonistischen Phasen schlagen, oder in die von mir gebrauchten Termini übersetzt, dass nicht äquale, sondern opponirte Podien-Stellung herrscht. Weiter kann man sich an solchen überzeugen, dass die Podien je auf der convexen Seite der undulatorischen Bögen caudad und je auf der concaven Seite rostrad bewegt werden. Besonders geeignet für diese Feststellung sind aber Thierstücke, welche nicht viel mehr Segmente zählen, als auf Einen Bogen kommen. Solche von unserem stark zu Autotomie neigenden Wurm leicht zu erhaltende Stücke fahren nämlich fort zu unduliren und repräsentiren so einen natürlichen Ausschnitt aus der Wellenlinie. einen Bogen, an dem sich in Folge der geringen Ortsveränderung und der besseren Übersichtlichkeit auch die podiale Bewegung leichter controlliren lässt. Insbesondere kommt aber bei dem stark verlangsamteten Ablauf der Phasen jene wichtige Thatsache zur Anschauung, dass nur auf Einer Seite des Bogens, und zwar auf der convexen, wo die Podien gespreizt, und



nicht auf der concaven, wo sie zusammengedrängt stehen, Raum für den wirksamen (activen) Rückschlag ist, dass also der paradoxe Rückschlag der Schwimmgänger und die opponirte Podien-Stellung eine nothwendige Folge der Undulation darstellen.

Nach mehrfachen Zählungen schätze ich, dass auf Einen Bogen ungefähr 18 Segmente kommen; genau wird aber diese Zahl erst chronophotographisch festzustellen sein; ebenso ob diese Zahl für alle Thiergrössen sowie für alle Geschwindigkeiten constant bleibt.

Um eine ungefähre Vorstellung von der undulatorischen Locomotions-Grösse zu erhalten, habe ich mich bemüht, das Verhältniss zwischen Umfang und Sehne eines Bogens festzustellen. Die Länge des Umfanges beträgt ungefähr 24, die Länge der Sehne 16 mm; das Verhältniss beider zueinander ist daher wie 24 : 16 oder wie 3 : 2. Es wird demnach beim jedesmaligen Entspannen Eines Bogens das Thier um die Hälfte der Sehne — oder um  $\frac{1}{3}$  der Bogenlänge, also um 8 mm, vorgeschneilt. An einem 16 cm langen, aus 145 Segmenten bestehenden Wurme zählte ich ungefähr 8 Bögen. Vernachlässigt man wegen seiner geringen Amplitude den ersten und wegen seiner geringen Grösse den letzten, so bleiben noch 6 Bögen, durch deren Gesamtwirkung (einmaliger Ablauf der Wellenlinie) das betreffende Thier in der Zeiteinheit um  $6 \times 8 = 48$  mm, also um ca.  $\frac{1}{3}$  seiner Gesamtlänge fortbewegt wird. In Wirklichkeit ist dieser Betrag zu gross, weil ja beim Spannen der Bögen auch je vor ihnen gelegene Körperstrecken zurückgezogen werden und, wie oben p. 196 schon erörtert, nur das Plus des kräftigen Vorschnellens als Progressivbewegung resultiren kann. Da nun aber bei der normalen Locomotion die einzelnen Bögen so rasch gespannt und entspannt werden, dass unser Auge das Hin und Her nicht mehr unterscheiden kann, dass es ihm dagegen zu einer continuirlichen Wellenlinie verschmilzt, so erklärt sich auch aus einem geringeren Betrage der Undulation ein gut Theil der so raschen Fortbewegung unserer Würmer. Dazu kommt nun aber auch noch bei jedem Ablauf einer Undulation die Wirkung je der Hälfte der Parapodien, nämlich der im Rückschlag befindlichen, also die Wirkung ca. 70 mächtiger Ruder, eine Wirkung, deren Grösse sich dadurch feststellen lassen dürfte, dass intacte und depodiirte Exemplare (siehe unten p. 205) in entsprechender Locomotion chronophotographisch aufgenommen werden.

Wie schon erwähnt wurde, halten sich in Bewegung befindliche *Nephtys* meist dicht über dem Grunde; nur selten erheben sie sich etwas, und auch dann nur für Momente. Dass es sich dabei ausschliesslich um Schwimmbewegung handelt, dass insbesondere die Podien dabei lediglich als Ruder wirken, wird auch dadurch bestätigt, dass es für die Fortbewegung dieser Thiere nicht nur keinen Vortheil, sondern einen Nachtheil bedeutet, wenn man sie aus Gefässen mit glattem Boden in solche mit rauhem überträgt. Nie habe ich *N.* anders als im Bereiche des Grundes zum Schwimmen bringen können; überträgt man sie in ein Bassin mit hohem Wasserstande, so fallen sie regungslos zu Boden. Nur unter Einer Bedingung kann man sie zu einer anderen Schwimmbewegung bringen, nämlich durch einen starken (schmerzhaften) Reiz. Es reagirt nämlich darauf unser Wurm mit jenen masti-

goiden Schwimmbewegungen des Gesamt-Körpers, welcher schon oben p. 199 als überaus verbreiteter Flucht- und Abwehrbewegungen gedacht wurde.

Die Locomotion kann bei *N.* an beliebigen Körperstellen einsetzen und sich von da rostrad und caudad fortpflanzen. In der Regel aber sind es die beiden Körperenden, wo sie einsetzt, und zwar häufiger das vordere, als das hintere. Weitaus in den meisten Fällen schwimmen daher unsere Thiere mit dem Kopfe voran; sie können aber auch bei fast gleicher Geschwindigkeit mit dem Schwanzende voran schwimmen; dies geschieht z. B., wenn ihr Vorderende auf Hindernisse stösst oder stark beunruhigt wird. Auffallend ist übrigens, wie wenig empfindlich dieses Vorderende ist. Man kann, wenn nur zart und stetig verfahren wird, an der Kopfspitze ansetzend, das ganze Thier verschieben, ohne dass Locomotion erfolgt, wegegen entfernt nicht so ausgiebiges Reizen der Schwanzspitze regelmässig Locomotion auslöst.

Sehr schwach ist bei *N.* der sogenannte Umdrehreflex ausgebildet; es schwimmen oft Thiere, und zwar mit unverminderter Geschwindigkeit, mehrere Touren in der Supination, bevor sie in ihre normale Lage zurückkehren.

An decapitirten Thieren vollzieht sich die Locomotion ganz ebenso wie an intacten; selbst mehrere Tage nach der Operation findet auf Reize hin sowohl rostrad als auch caudad gerichtete Schwimmbewegung statt, und auf starken Reiz erfolgen, wie bei den unverletzten Thieren, mastigoide Schwimmbewegungen. Da die decapitirten Thiere Rüssel-Prolapsus erleiden, so sind sie nicht mehr im Stande, sich im Sande einzubohren, und gehen wohl in Folge dessen nach wenigen Tagen zu Grunde. Wie selbst Stücke, deren Länge nicht geringer als die eines Bogens oder einer Halbwelle ist, sich zu bewegen fortfahren, wurde schon oben p. 202, wo von der Undulation die Rede war, beschrieben.

Dass die podiale Bewegung, insbesondere die Phasen des Podien-Schlages, von der Undulation beherrscht werden, ist eines der, wie ich glaube, ein für alle Mal festgestellten Resultate dieser Untersuchung. Es entstand nun aber auch die Frage, ob und in wie weit die Undulation etwa von der podialen Bewegung beeinflusst wird, und zur Beantwortung dieser Frage schien mir *Nephtys* wegen ihrer ansehnlichen Körpergrösse und günstigen Podien-Configuration nicht ungeeignet. Nachdem ein ausgewählt grosses Thier durch Alcohol anästhesirt worden war, schnitt ich ihm so vollständig als möglich jederseits die Podien ab (depodiirte es) und brachte es sodann wieder in reines Seewasser. In dem Maasse, als die Betäubung wich, fing auch das operirte Thier wieder an, sich zu bewegen, und zwar genau in derselben Schlangenlinie wie zuvor. Nur blieb, entsprechend dem Ausfalle des podialen Antheils, das Tempo dieser Bewegung gegenüber intacten Exemplaren etwas herabgesetzt. Durch dieses Experiment ist also erwiesen, dass die undulatorische Locomotion von der podialen durchaus unabhängig ist, und in Anbetracht dieser ihrer Unabhängigkeit, sowie in Anbetracht, dass umgekehrt die podiale Locomotion von ihr beherrscht wird,

dürfen wir wohl schliessen, dass von den beiden Componenten der Locomotion die Undulation als die ursprünglichere oder ältere anzusehen ist.

Ich habe das depodierte Exemplar von *N.* mehrere Tage lang am Leben erhalten können; es vergrub sich ganz so wie intacte Thiere im Sande. Dank dieser ihrer Widerstandsfähigkeit wird es möglich sein, die Bewegung depodierter Exemplare in beliebiger Zahl chronographisch zu fixiren und so durch Vergleich mit Bildern intacter Thiere den Antheil festzustellen, welcher jedem der beiden Locomotions-Componenten an der zu ermittelnden Durchschnittsgrösse der Fortbewegung zukommt.

Ich möchte nicht unterlassen, hier einer Erfahrung zu gedenken, welche ich beim Anästhesiren von *N.* zum Behufe des Depodirens gemacht habe, weil sie zeigt, wie leicht man bei einseitigem Vorgehen Irrthümern ausgesetzt ist. Nachdem nämlich das erste Versuchsthier mit Strychnin anästhesirt und dann depodiert worden war, contrahirten sich, selbst nachdem es schon Stunden lang wieder in reinem Seewasser gelegen hatte, die Längsmuskelstränge beiderseits dorsal und ventral durchaus gleichzeitig, oder auch nur dorsal oder ventral, wobei der Leib entsprechend dorsad oder ventrad eingebogen wurde; die normalen alternirenden seitlichen Contractionen dieser Muskulatur, nämlich die locomotorische Undulation, war dagegen vollkommen aufgehoben. Daraus hätte man nun den Schluss ziehen können, dass für diesen Locomotionsmodus die Anwesenheit der Podien nothwendig, und dass demgemäss die undulatorische Bewegung von der podialen abhängig sei. Da nun aber, wie aus dem Vorhergehenden erinnerlich, schon die Resultate meiner Analyse zwingend das Gegentheil ergeben hatten, nämlich, dass die Undulation den ursprünglicheren Bewegungs-Modus repräsentire, und dass die podiale Bewegung durch sie beherrscht werde, so hütete ich mich jenen Schluss zu ziehen, vermuthete dagegen, dass durch die Wirkung des Strychnins speciell die die Undulation regulirende Innervation auf lange hinaus oder gar dauernd gelähmt worden war. Und diese Vermuthung erwies sich auch als durchaus zutreffend. Denn Thiere, die ich danach (wie im Vorhergehenden beschrieben worden ist) mit Alcohol anästhesirt und depodiert hatte, begannen schon kurze Zeit, nachdem sie wieder in reines Seewasser zurück versetzt worden waren, sich trotz dem Mangel der Podien wieder undulirend zu bewegen. Um aber festzustellen, wie lange die Undulation durch die Strychnin-Wirkung gehemmt wird, wiederholte ich das Experiment und fand, dass erst nachdem die Thiere ca. 24 Stunden in reinem Seewasser gelegen hatten, von ihnen wieder schwache Versuche zu unduliren gemacht werden, Versuche, die aber zu keiner Locomotion führen, und dass erst nach ca. 36 Stunden die Fähigkeit zur normalen Undulation wiederkehrt. Für den Eintritt dieses Moments haben wir ein absolut verlässliches Criterium im Acte des Einbohrens; denn selbst depodierte Thiere bohren sich ja, wie schon oben erwähnt worden ist, sobald sie wieder zu unduliren vermögen, sofort in den Sand ein, und die Initialbewegung dieses Einbohrens erfolgt, wie wir gleich sehen werden, lediglich undulatorisch.

Wie vorzüglich auch *Nephthys* zu schwimmen vermag, so macht doch das Thier allem Anscheine nach freiwillig nur gelegentlich Gebrauch von dieser Art der Ortsbewegung;



denn den grössten Theil seiner Existenz verbringt es im Sande eingegraben. Aus seinen unterirdischen Galerien wird es von den Fischern erbeutet, und bringt man es in der Gefangenschaft in ein Gefäss mit Sand, so bohrt es sich ebenfalls sofort ein. Bei diesem Acte verändert der Wurm total seinen Charakter. Nachdem er durch einige energische Schwimmbewegungen sein Vorderende etwa 5 Centimeter tief in den Sand hineingedrängt, sistiren nämlich diese Bewegungen durchaus, und es geschieht das weitere Bohren lediglich mit dem Rüssel, der abwechselnd eingezogen und vorgeschneilt wird. Der Körper aber wird in dem Maasse als der Rüssel vordringt, lediglich durch gleichzeitige Contraction der Längsmuskulatur nachgezogen, wobei die Podien beiderseits dem Leibe eng anliegen.

*Nephtys* führt, wie die meisten Anneliden, eine sehr räuberische Lebensweise. So wurden von 3 Exemplaren, welche SCHACK (86, p. 10) in einem Aquarium hielt, die zwei kleineren (von 30 und 12 mm Länge) im Laufe von 8 Tagen durch das grössere (von 47 mm Länge) nahezu ganz aufgefressen. Ich vermuthe daher, dass unser Wurm, wenn ihm die Nahrung mangelt, Nachts seine Galerien verlässt und über dem Boden hin schwimmend auf Beute ausgeht.

Schliesslich sei noch auf einen wichtigen Punkt hingewiesen, in welchem sich die Locomotion von *N.* von der der meisten der im Nachfolgenden zu beschreibenden Schwimmer unterscheidet. Diese, wie z. B. *Nereis*, *Staurocephalus*, *Ophiodromus* etc., gehen in der Regel vom Ruhezustande nicht direct in das Schwimmen, sondern zunächst in den sogenannten Schwimmgang über, und erst dieser Gang steigert sich in Folge intensiverer Undulation, das heisst in Folge rascheren Schwingens der Wellen bei gleichzeitigem Wachsen ihrer Längen und Amplituden, zum förmlichen Schwimmen. Anders bei *N.*; bei ihr nämlich findet, so lange wenigstens als sie lebensfrisch ist, ein solch allmähliches Übergehen in die Schwimmbewegung niemals statt: entweder sie liegt ruhig oder sie schwimmt. Der Übergang aus ersterem in letzteren Zustand erfolgt daher plötzlich, »mit einem Rucke«, die Undulation setzt gleich mit Bögen von solcher Podienzahl ein, und es werden diese Bögen gleich so stark gespannt und entspannt, wie es die Schwimmbewegung erfordert; nur die Intensität der Schwingungen ist einer Steigerung fähig.

Hätte daher die im Vorhergehenden angestellte Analyse zur Einsicht geführt, dass sich das Schwimmen der Anneliden durch Steigerung des Schwimmganges entwickelt habe, so würde die Schilderung der Locomotion von *N.* nicht an die Spitze, sondern an das Ende dieses Kapitels gehört haben. Das Gegentheil war aber der Fall: Alles sprach dafür, dass im Schwimmgange nur noch ein Erbstück ursprünglicher Schwimmer vorliegt; denn nur von diesem Gesichtspunkte aus konnte dieser Gang überhaupt verständlich gemacht werden. Und dieser ihrer Ursprünglichkeit gemäss wurde daher auch die Locomotion von *N.* an erster Stelle geschildert.

### β. Familie der Lycorideen.

#### *Nereis cultrifera* Gr.

Während die im Vorhergehenden geschilderte Polychäte, trotz ihrer vorwiegend sesshaften Lebensweise im Sande, sich jederzeit auch als vorzüglicher Schwimmer zu bethätigen vermag, ist dieses Vermögen bei der nun zu schildernden, wenigstens in annähernd ähnlich vollkommener Weise, auf eine gewisse Lebensphase beschränkt. Viele Arten der Gattung *Nereis* nämlich, und so auch *N. cultrifera*, verbringen ihr Dasein bis zum Eintritte der Geschlechtsreife sesshaft, um sodann unter entsprechender Umwandlung ihres hinteren Körperabschnittes als rasche Schwimmer, als sogenannte *Heteronereis*, unter welchem Namen sie, so lange als man die Continuität der beiden Phasen noch nicht erkannt hatte, generisch verschieden beschrieben worden waren, die Meere zu durchheilen. Betrachten wir zunächst die vorwiegend sesshafte oder nereide Form unseres Wurmes.

Bringt man ein solches Exemplar in ein Gefäss mit glatten Wandungen (Glaschale), so sucht es zunächst durch Bewegung der Podien vorwärts zu kommen, und zwar ist dies einer der seltenen Fälle, wo man Gelegenheit hat, sehr deutlich das Paddeln einzelner Podien-Paare zu beobachten. Da aber dieser Locomotions-Modus zu keiner ausgiebigen Ortsveränderung führt, so geht das Thier bald dazu über, die Podien gruppenweise opponirt zu bewegen, also mit Podien-Gruppen zu paddeln, und gleichzeitig macht sich dann auch die entsprechende Undulation deutlicher geltend. Es sind zwar nur sehr kleine, aus etwa 4—5 Segmenten bestehende Bögen von geringer Spannung (kleiner Amplitude der Wellen); aber in Folge des relativ langsamen Tempos, das heisst, in Folge des langsamen Schwingens der Wellen, lässt sich gerade da gut erkennen, dass auf der convexen Seite der Bögen die Podien nach hinten und auf der concaven Seite nach vorn schlagen, dass also paradoxer Rückschlag vorhanden ist. Auch dieses Paddeln mit 4—5 Podien-Paaren und entsprechender Undulation, also der Schwimmgang, führt zu keiner ausgiebigen Vorwärtsbewegung auf solchem Grunde, und nun pflegen einzelne Thiere, sei es spontan, sei es auf Reiz, die Undulation derart zu steigern, dass immer mehr Segmente auf einen Bogen kommen, und zugleich diese Bögen immer stärker gespannt werden, mit anderen Worten, dass die Zahl der Wellen immer mehr ab- und ihre Amplitude immer mehr zunimmt, bis schliesslich das Thier sich im Wasser erhebt und in raschem Tempo in zierlicher Schlangenlinie davon schwimmt. Dieser Übergang aus dem Schwimmgang in förmliches Schwimmen vollzieht sich natürlich sehr rasch, indem die geschilderte Steigerung der Undulation in 2—3 rostrad aufeinanderfolgenden Ansätzen sich abspielt. Während ich beim Schwimmgange an kleinen, ca. 40—50 Segmente zählenden Thieren etwa 10 Bögen gezählt habe, liessen sich während des raschesten Schwimmens nur noch 3 erkennen; während also im ersteren Falle 4—5 Podien-Paare auf einen dieser Bögen kamen, kamen im letzteren Falle deren ungefähr 15 oder drei Mal so viel auf einen solchen. Es herrscht in diesem allmählichen Übergange des Schwimmganges ins Schwimmen ein sehr bemerkenswerther Gegensatz zu *Nephtys*:

denn diese Annelide geht, wie wir im Vorhergehenden gesehen haben, nie anders als mit einem Ruck aus der Ruhe in die Schwimmbewegung über, das heisst, sie setzt sich gleich mit der ihr eigenen Zahl von Podien-Gruppen oder Bögen in Bewegung. — Die geschilderte Schwimmbewegung spielt in der sesshaften Phase unseres Wurmes keine grosse Rolle, und so sinkt er auch im glatten Gefässe, nachdem er eine kurze Strecke durchschwommen, wieder auf den Boden, um Stunden lang ruhig liegen zu bleiben oder in unbeholfenem Schwimgange sich abzumühen.

Gross ist der Contrast, welchen in Gefässe mit rauhem Boden versetzte Exemplare dem gegenüber darbieten. Hier, wo die Borsten Halt finden, erfolgt sofort eine energische Vorwärts-Bewegung, und zwar wie im vorhergehenden Falle entweder durch Paddeln einzelner Podien-Paare oder durch Paddeln von aus 4—5 Paaren bestehenden Gruppen unter entsprechender Undulation. Hier, wo der Schwimgang zu ausgiebiger Locomotion führt, kommt auch die Existenz dieser Undulation in der von dem sich fortbewegenden Wurm beschriebenen Zickzacklinie (Wellenlinie) deutlich zum Vorscheine. Die Undulation macht sich also in der Form der Bewegung geltend, ohne merklich locomotorisch wirksam zu sein; denn wir haben ja gesehen, dass Exemplare auf glattem Grunde, wo die Podien keinen Halt finden, trotz ebensolcher Undulation wenig vom Flecke kommen, und dass dies erst dann der Fall, nachdem die Intensität der Undulation bedeutend gesteigert worden, nachdem der Schwimgang in Schwimmen übergegangen war.

Dank seiner wohl ausgebildeten Ringmuskulatur ist *N.* auch im Stande, durch abwechselndes Contrahiren und Expandiren eben dieser Ring- und der Längs-Muskulatur, also peristaltisch oder durch Kriechgang sich vorwärts zu bewegen, wobei die betreffenden Podien sich passiv verhalten. Gegenüber verschiedenen weiterhin zu betrachtenden Anneliden, besonders gegenüber solchen mit viel zahlreicheren Segmenten, tritt aber dieser Locomotions-Modus bei *N.* sehr in den Hintergrund; nur zeitweise bedient sie sich desselben, und auch dann nur derart, dass, während ein Theil des Körpers sich podial vorwärts bewegt, nachfolgende Partien nachgezogen, resp. vorgeschoben werden. Diese Peristaltik kann sowohl rostrad als auch caudad gerichtet sein.

Während sesshafte Exemplare von *N.*, wie wir gesehen haben, aus ihrem Schwimgange durch die Steigerung der Undulation in rasches Schwimmen überzugehen vermögen, sinken solche Exemplare, welche man in Gefässe mit hohem Wasserstande bringt, meist ohne jeden Schwimm-Versuch zu Boden; höchstens, dass sie ein paar peitschenförmige oder mastigoide Bewegungen machen, mit welchen Bewegungen sie aber auch in jeder anderen Position starke Reize beantworten. Zum Durchschwimmen tiefer Wasserstrecken ist eben die nereide Form weder organisirt, noch berufen.

*Nereis cultrifera* ist, ebenso wie *N. Dumerilii*, was Grösse, Färbung und Lebensgewohnheiten betrifft, eine sehr mannigfaltige Species; es fragt sich sogar, ob nicht wohl unterscheidbare Rassen vorliegen. Die kleineren Exemplare finden sich meist zwischen Colonien von *Mytilus* und *Balanus* sowie in Felsspalten versteckt, die grossen dagegen leben mit Vorliebe



im Sande, wo sie sich entweder oberflächlich mit vergänglichen Röhren umgeben oder aber eingraben. Auf Sand gebracht, graben sich letztere auch in der Gefangenschaft gerne ein, wobei ausser dem Rüssel die so kräftig ausgebildeten Palpen sowie die vordersten Podien thätig sind, der übrige Leib dagegen passiv nachgezogen wird.

Der Umdrehreflex fungirt äusserst kräftig.

Nach Decapitation machen unsere Würmer eine Zeit lang heftige mastigoide Schwimmbewegungen; nachdem sie sich beruhigt haben, bewegen sie sich aber wie vorher in ihrem mit Peristaltik einhergehenden Schwimmgange. Der Umdrehreflex fungirt schwächer. Auf Sand gebracht umgeben sich die operirten Thiere allmählich mit einer Sandschicht, sind aber nicht mehr im Stande sich einzugraben. Ich habe 3 operirte Exemplare, von welchen einem der Kopflappen nebst den ersten 9 Segmenten und zweien nur der Kopflappen recidirt worden waren, unter Circulation gehalten. Nach 6 Tagen waren bei allen die Stümpfe gut vernarbt, die Thiere hatten sich auch mit Sand umgeben, aber nicht eingegraben. Stiessen die vorübergehend aus ihrem Sandbehälter in reines Wasser versetzten Thiere mit ihren Stümpfen an, so erfolgte eine heftig zuckende Contraction des Leibes, ähnlich wie sie so häufig bei intacten und recidirten Phyllodociden und Alciopiden (vergl. unten p. 242 u. 247) beobachtet und als Fluchtbewegung gedeutet wurde. Das der ersten 9 Segmente beraubte Exemplar lebte noch 11, also im Ganzen 17, und die beiden anderen weitere 21, also im Ganzen 27 Tage ohne Anzeichen von Regeneration des recidirten Körpertheils erkennen zu lassen.

Da einzelne Exemplare von *N. cultrifera* eine ziemlich bedeutende Körpergrösse erreichen, und überdies ihre Podien relativ weit voneinander abstehen, so benutzte ich diese günstigen Factoren, um das oben p. 204 schon von *Nephthys* beschriebene Experiment des Depodiirens zu wiederholen. Das Experiment führte zu ganz identischem Resultate. Auch der Podien beraubt, fahren solche Thiere, nachdem sie aus der Alcohol-Narcose erwacht sind, fort zu unduliren.

Schliesslich sei noch erwähnt, dass *N.* beim Vorschlage der Podien die Borsten nur in geringem Grade einzieht.

Ich gehe nun zur Schilderung der Locomotion der pelagischen oder heteronereiden Form über, also jener Phase der Species, welche früher als selbständige Art, unter dem Namen *Nereis lobulata*, beschrieben worden ist. Der Locomotions-Modus dieser Phase ist insofern von hohem Interesse, als bei ihr, ganz im Gegensatze zu *Nephthys*, das hohe Schwimm-Vermögen nicht so sehr auf der Steigerung der Undulation, als vielmehr auf der hohen Ausbildung der podialen Ruder-Werkzeuge beruht. Es entwickelt sich nämlich in allen der Umwandlung unterliegenden Segmenten eine neue, ganz nach dem Princip der Bootsruder gebaute Borstenform, und da je einem Wurme Tausende solcher im Verhältnisse zu seinem Leibe ebenso ausgiebige Ruder wie die Bootsruder zur Verfügung stehen, so ergibt sich schon daraus ein hohes Maass von Schwimm-Fähigkeit. Dazu kommt nun aber, dass mit dieser Ruderborsten-Entwicklung auch Umwandlungen der Parapodien verbunden sind, welche alle dahin tendiren, die plumpen Stummel der nereiden

Form in scharfe Ruderplatten zu verwandeln. Könnte man die heteronereide Form ebenso depodiiren wie die nereide oder wie *Nephthys*, was wegen der überaus zarten Organisation des umgewandelten Leibesabschnittes nicht angeht, so würde man unzweifelhaft feststellen können, dass im Gegensatze zu *Nephthys* die Undulation den weitaus geringeren Antheil an der Fortbewegung hat. Wie gross oder klein nun aber auch ihr Antheil sein mag, die Undulation ist vorhanden, ja sie kommt sogar deutlicher zum Vorschein als bei vielen solcher Schwimmer, wo sie unvergleichlich intensiver wirkt, und zwar aus folgendem Grunde: der vordere, nicht umgewandelte Theil der heteronereiden Form wird von dem allein schwimmfähigen hinteren passiv mitbewegt, und in Folge dessen wirkt ersterer Theil wie ein an letzterem befestigter Hebel oder Zeiger, welcher die Deviationen der Zickzacklinie entsprechend vergrössert markirt. Darauf, dass der beim Schwimmen allein locomotorisch wirk-same Hinterleib diesen locomotorisch unwirksamen Vorderleib vor sich her zu schieben hat, beruht es auch, dass dem Schwimmen der heteronereiden Formen bei aller Geschwindigkeit etwas Unvollkommenes anhaftet, und zwar eine ähnliche Unvollkommenheit wie die, welche beim Gehen als Humpeln bezeichnet wird. Gegenüber diesem humpelnden Schwimmen erscheint die continuirliche Schwimmbewegung von *Nephthys*, ja selbst die gelegentliche Undulation der nicht umgewandelten *Nereis* unvergleichlich viel flotter. Das Einsetzen der Schwimmbewegung erfolgt in der Regel am Hinterende, um sich von da rostrad fortzupflanzen.

Das Studium des Phasen-Verlaufes der Podien ist in Folge ihrer gedrängten Stellung und ihres raschen Schlagens, sowie in Folge der Unthunlichkeit, die Thiere zu anästhesiren, bei der heteronereiden Form sehr erschwert; indessen an ermüdeten Exemplaren lässt sich doch erkennen, dass auch hier opponirte Podien-Stellung vorhanden ist, und dass, entsprechend der Kürze der undulatorischen Bögen, Gruppen von nur 3—4 Podien-Paaren paddeln.

Der bei der nereiden Form sich so stark geltend machende Umdrehreflex fungirt bei der heteronereiden sehr schwach. Exemplare von letzterer verharren oft spontan längere Zeit hindurch in der Supination.

Die Decapitation bildet bei der heteronereiden Form einen irreparablen Eingriff. Es erfolgen zwar nach solcher Operation noch einige podiale Bewegungen, aber zur Locomotion führen diese nicht; auch die undulatorischen Schwimmbewegungen hören auf. Es ist das um so auffallender, als die rein pelagischen Alciopiden, wie wir unten p. 245 sehen werden, nach erfolgter Decapitation zwar einer starken Choc-Wirkung unterliegen, aber nach Aufhören dieser fortfahren, sich so wie im intacten Zustande zu bewegen.

Schneidet man ein Exemplar der heteronereiden Form auf der Grenzlinie zwischen umgewandeltem Hinterleib und nicht umgewandeltem Vorderleib durch, so büsst ersterer seine Beweglichkeit ein, wogegen letzterer sich ähnlich paddelnd fortzubewegen vermag, wie es oben von der nereiden Form beschrieben worden ist.

### γ. Familie der Euniciden.

Von dieser sowohl durch Mannigfaltigkeit der Formen, als auch der Lebens-Verhältnisse ausgezeichneten Familie habe ich Vertreter sehr verschiedener Gattungen untersucht, um so, abgesehen von den durch unser Hauptproblem gestellten Fragen, auch Material zur Beantwortung jener zu erhalten, in wie weit die allgemein die Locomotion beherrschenden Organisations-Verhältnisse im Kreise ein und derselben Familie durch specielle Anpassungen modificirt werden können. Ich beginne mit der Gattung *Staurocephalus*, welche zwar durch die Configuration ihres Körpers und ihrer Podien sowie durch den Mangel starrer Leibes-Wandungen vom Euniciden-Typus etwas abweicht, sich aber trotzdem dadurch für die Betrachtung an erster Stelle empfiehlt, dass sie sich in sehr verschiedenen Locomotions-Weisen zu bethätigen vermag und in Folge dessen zwischen den im Vorhergehenden geschilderten und den weiterhin zu schildernden Formen ein natürliches Bindeglied herstellt.

#### *Staurocephalus Rudolphi* D. Ch.

Dieser schwächliche, im ausgewachsenen Zustande ca. 5—6 cm lange, mit Vorliebe heerdenweise und zusammengeknäuelte zwischen Colonien von Serpuliden und Bryozoen versteckt lebende Wurm ist eines der günstigsten Objecte, um sich über die Stellung der Podien und ihr Verhältniss zur Undulation zu vergewissern. Das wird hauptsächlich durch 2 Factoren bedingt, nämlich erstens durch die Natur der Podien, welche in Folge ihrer bedeutenden Länge weit vom Leibe abstehen und überdies durch weite Zwischenräume voneinander getrennt sind, zweitens durch das Temperament des Thieres, welches sich im Gegensatze zu den meisten anderen Polychäten den Eingriffen des Beobachters gegenüber höchst geduldig erweist.

Bei langsamer Fortbewegung, und zwar einerlei, ob auf glattem, oder auf rauhem Grunde, paddeln zunächst einzelne Podien-Paare oder Gruppen solcher von 2—3. In dem Maasse aber als die Geschwindigkeit dieses Schwimmganges gesteigert wird, wachsen die Gruppen bis auf ca. 6 Paare, und nun macht sich gleichzeitig die Undulation überaus deutlich und zierlich geltend. An einem aus ca. 80 Segmenten bestehenden Exemplare zählte ich ca. 13 Bögen, und an diesen Bögen liess sich dank dem ruhigen und gleichmässigen Verlauf der Phasen mit grösster Deutlichkeit feststellen, dass auf der convexen Seite die Podien caudad und auf der concaven rostrad schlagen, dass also paradoxer Rückschlag vorhanden ist.

Der Schwimmgang mit ca. 13 Bögen ist die für das Thier normale Bewegungsweise; ungemein leicht und rasch gleitet es so bei gleich bleibendem Tempo über jede, wie immer beschaffene, Unterlage dahin. Aber er ist doch nicht die einzige; denn, sei es spontan, sei es auf entsprechend ausgeübten Reiz hin, kann dieser Schwimmgang plötzlich in sehr



rasches Schwimmen übergehen. Dieser Übergang vollzieht sich derart, dass die Zahl der Bögen bedeutend abnimmt, von ca. 13 auf 3—4 sinkt, und entsprechend dem damit verbundenen Anwachsen der Bogen-Längen auch die Amplituden der Wellen sowie ihre Schwingungs-Intensität zunehmen. In dem Momente, wo sich solcher Umschwung der Undulation vollzogen hat, erheben sich die Thiere (ähnlich *Nereis*, aber im Gegensatze zu *Nephtys*) etwas vom Grunde, um nun frei das Wasser zu durchschwimmen. Nach kurzer Zeit pflegen sie aber wieder zu Boden zu sinken, um zu ruhen oder wieder ihren normalen Schwimmgang aufzunehmen. Die Initial-Bewegung bei diesem kann sowohl vom Kopf- als auch vom Schwanz-Ende ausgehen, meist aber ist ersteres der Fall.

Die Borsten werden beim Vorschlage der Podien nur wenig eingezogen. Der Umdrehreflex fungirt stark.

Ähnlich wie *Nereis*, so verfügt auch *St.* ausser dem Schwimmgange und dem förmlichen Schwimmen noch über eine dritte Locomotions-Weise, nämlich über die peristaltische. Unsere Thiere können sich auf nahezu die Hälfte ihrer normalen Länge contrahiren, resp. contrahirt auf das Doppelte expandiren, und dadurch ihren Leib beträchtlich nachziehen und vorschichen. Für sich allein kommt die Peristaltik nie zur Verwendung; wohl aber pflegen einzelne im Schwimmgange befindliche Exemplare die Undulation auf einer verschieden grossen Strecke einzustellen und diese Strecke peristaltisch mitzubewegen.

Endlich ist noch zu erwähnen, dass, wie die meisten Anneliden, so auch *St.* auf starken Reiz mit mastigoiden Schwimmbewegungen reagirt.

In ein Gefäss mit hohem Wasserstande versetzte Exemplare machen von keiner ihrer Fähigkeiten zu schwimmen Gebrauch; sie sinken passiv zu Boden, um erst da angelangt, sei es spontan, sei es auf Reiz, sich wieder durch Schwimmgang oder Schwimmen fortzubewegen.

Auf Sand versetzte Thiere umgeben sich nach einiger Zeit mit einer losen Körnerschicht, graben sich aber nicht ein.

Überaus interessant ist das Verhalten decapitirter Thiere. Im Gegensatze zu verschiedenen anderen Polychäten macht sich bei *St.* nach dieser Operation, einerlei, ob man nur den Kopf, oder auch diesen nebst einer Anzahl vorderster Segmente recidirt, keinerlei Choc-Wirkung geltend. Nachdem so operirte Thiere zunächst, wie auf jeden starken Reiz, einige mastigoide Schwimmbewegungen ausgeführt haben, sinken sie zu Boden und bewegen sich da, sei es spontan, sei es auf Reiz, durchaus in demselben Schwimmgange wie die intacten, und ganz ebenso wie bei diesen kann durch entsprechende Steigerung der Undulation der Schwimmgang in förmliches Schwimmen übergehen. Ja, ich habe sogar in einzelnen Fällen kurz vorher operirte Thiere leichter zu solchem Übergange in die Schwimmbewegung bringen können als intacte. Auch der bei *St.* sehr ausgesprochen sich geltend machende Umdrehreflex erleidet durch die Decapitation keine merkliche Einbusse.

Die durch das eben geschilderte Verhalten decapitirter Thiere erwiesene Unabhängigkeit der segmentalen Centren von dem Gehirne, resp. von den durch dieses innervirten

cephalen Receptoren. manifestirt sich in noch höherem Grade, wenn man die Thiere in mehrere, etwa 4—5 Stücke zerschneidet. Nicht nur das Kopf- und Schwanzstück, sondern auch alle mittleren Stücke eines so zerlegten Wurmes fahren nämlich fort, sich ähnlich den intacten Thieren in langsamem oder raschem Schwimmgange zu bewegen, ja einzelne längere machen sogar unter entsprechender Steigerung der Undulation Schwimm-Versuche. Ich habe solche Stücke 3 Wochen hindurch am Leben erhalten, und bei ihnen sowohl, als auch bei den decapitirten Exemplaren vernarbten die Stümpfe, ohne jedoch bis dahin Zeichen von Regeneration dargeboten zu haben. Leider wurde dann das ganze operirte Material durch eine Circulations-Störung weggeschwemmt, so dass in Bezug auf seinen Ausgang das Experiment wiederholt werden muss. —

Ich lasse nun zunächst die Schilderung solcher Vertreter der Familie folgen, welche *Staurocephalus* gegenüber schon durch die grosse Derbheit ihrer Körperdecken den ächten Euniciden-Typus zur Schau tragen und überdies, im Vergleiche mit den weiterhin zu betrachtenden Formen, wo die Locomotion entweder durch starke Modification vorderster Podien, oder durch bedeutende Steigerung der Peristaltik beherrscht wird, weniger modificirt erscheinen; es handelt sich um Arten des Genus *Eunice*.

*Eunice vittata* D. Ch.

Ein schlanker, 5—6 mm langer Wurm, welcher in sandigen Röhren, und zwar mit Vorliebe total im Sande eingegraben lebt. Er ist leicht aus seinen Röhren heraus zu treiben und bewegt sich dann ebenso rasch auf glattem wie auf rauhem Grunde, was wohl durch die Abscheidung eines klebrigen Secretes ermöglicht wird. Die Fortbewegung beruht auf einem sehr leicht festzustellenden Paddeln von Podium-Gruppen, und zwar pflegen es Gruppen von ca. 5 Paaren zu sein. Dementsprechend kommt auch eine nur aus sehr kleinen Wellen sich zusammensetzende, aber trotzdem sehr deutliche Undulation zum Vorscheine. Leicht kann man sich auch davon überzeugen, dass auf der convexen Seite der Bögen der Rückschlag und auf der concaven der Vorschlag der Podien erfolgt, dass also, vom Gesichtspunkte der Bewegung auf festem Grunde aus betrachtet, paradoxer Rückschlag statt hat. Niemals habe ich bei dieser Art, so wie bei *Staurocephalus*, den Schwimmgang in undulatorisches Schwimmen übergehen sehen; dagegen schwimmt *Eunice* sehr geschickt und rasch vermittelst peitschenförmigen Schlagens der beiden Leibesenden (mastigoide Schwimmbewegung; jeder kräftige Reiz löst diese Bewegung aus.

Dank der annähernden Gleichförmigkeit der Podien kann sich nahezu der ganze Leib am Schwimmgange betheiligen, in der Regel geschieht das aber doch nur mit der vorderen Hälfte, indem die hintere peristaltisch mitgezogen und nachgeschoben wird.

Der Umdrehreflex fungirt ziemlich stark. Auf Sand gebracht graben sich die Thiere meist sofort durch energisches Paddeln des Vorderleibes ein, wobei der Hinterleib passiv nachgezogen wird. Gleichzeitig scheiden sie Secret zum Baue einer Wohnröhre ab, welche nach ganz kurzer Zeit dicht von Sand umhüllt erscheint. Versetzt man in Röhren steckende

Exemplare auf den Sand, so verlassen sie ihre Röhren, um sich von Neuem einzugraben und zugleich eine neue Röhre zu bauen; sie sind eben nicht im Stande, sich sammt Röhre einzubohren.

Decapitirt (ich habe einem Exemplare den Kopf + 2 und einem zweiten den Kopf + 3 darauffolgende Segmente recidirt) machen diese Würmer längere Zeit hindurch heftige mastigoide Schwimmbewegungen. Zur Ruhe auf den Grund gelangt, bewegen sie sodann ähnlich den intacten Thieren ihren Vorderleib paddelnd und den Hinterleib peristaltisch. Der Umdrehreflex macht sich nur noch sehr schwach geltend, wogegen im Übrigen die Reizbarkeit bedeutend gesteigert erscheint; selbst schwache Reize werden durch lange anhaltende mastigoide Schwimmbewegungen beantwortet. Im Gegensatze zu einigen Arten der nächst zu betrachtenden Euniciden-Gruppe (vergl. unten p. 218) sind die Angehörigen dieser, also auch *E. vittata*, nicht im Stande, sich im decapitirten Zustande einzugraben; wohl aber können sie sich, auf dem Sande liegend, mit einer Röhre umgeben.

Ich habe die beiden operirten Thiere unter Circulation gesetzt, und beide blieben ungefähr 1 Monat hindurch in ihren Röhren auf dem Sande liegen. Nach weiteren 14 Tagen fand ich nur noch eines von beiden Exemplaren, und zwar in Regeneration des Kopfes begriffen. Bald danach grub sich auch dieses Exemplar ein, und als ich es nach Verlauf von weiteren 3 Wochen (also 9 Wochen nach der Operation) ausgrub, war sein Kopf bereits zu normaler Grösse herangewachsen. *E. v.* eignet sich daher zu Regenerations-Versuchen.

#### *Eunice Claparedii* Qtrfgs.

Diese eine viel bedeutendere Grösse als die vorhergehende erreichende Art findet sich hauptsächlich in den Spalten der Corallinen-Algen und sucht dementsprechend auch in den Gefässen, wo sie gehalten wird, nach Möglichkeit sich irgendwie an- oder einzudrücken, sie ist in hohem Grade stereotrop. Ihre Locomotion stimmt im Wesentlichen mit der von *E. vittata* überein; denn sie paddelt ebenso wie diese bald mit einzelnen Podien-Paaren, bald mit Gruppen (ca. 4—5) solcher, und im letzteren Falle kommt eine sehr ausgesprochene Undulation zum Vorschein. Leicht ist auch der paradoxe Rückschlag zu constatiren, sowie die gelegentliche Peristaltik des Hinterleibes. Auch hier geht der Schwimgang niemals durch Steigerung der Undulation in Schwimmen über; wohl aber können sich die Thiere durch das (auf starken Reiz erfolgende) peitschenförmige Schlagen mit beiden Leibesenden längere Zeit hindurch schwimmend erhalten. Der Umdrehreflex ist gut ausgebildet. Die Borsten werden beim Vorschlage nur in geringem Grade zurückgezogen. Auf Sand gebracht schmiegt sich unser Wurm zwar dem Grunde fest an, aber weder versucht er sich einzugraben, noch sich eine Röhre zu bauen.

Nach Decapitation (es wurde einem Exemplare der Kopf nebst den ersten 2 borstentragenden Segmenten recidirt) machte das operirte Thier heftige und andauernde peitschenförmige (mastigoide) Schwimmtouren und erwies sich überhaupt reizbarer und unruhiger als im



intacten Zustande. Die Locomotion erfolgte ganz so wie vorher, und auch der Umdrehreflex sowie der Stereotropismus fuhren fort sich geltend zu machen.

Das operirte Thier wurde in einem Gefässe mit Corallinen-Algen unter Circulation gesetzt. Bald vernarbte der Stumpf; aber er bot keine Anzeichen von Regeneration dar. Noch am Tage, wo ich dies niederschreibe, wo bereits 10 Wochen seit der Operation verfloßen sind, ist das Thier zwar nach wie vor äusserst lebensfrisch, aber von Kopf-Regeneration ist noch keine Spur zu sehen. Das ist um so auffallender, als nicht nur verschiedene andere Euniciden-Gattungen, sondern auch die zur selben Gattung gehörige *E. vittata*, wie aus dem Vorhergehenden erinnerlich ist, rasch und vollkommen ihren Kopf zu regeneriren pflegen.

Ganz ähnlich wie *E. Claparedi* verhält sich in Bezug auf ihre Locomotion die in Felspalten hausende *E. violacea* Gr., weshalb ich auch von einer besonderen Darstellung ihrer Locomotions-Weise Abstand nehme. —

Die nun folgenden Gattungen, nämlich *Hyalinoecia*, *Onuphis* und *Diopatra* sind dadurch ausgezeichnet, dass bei ihnen eine gewisse Zahl vorderster Podien sich von den nachfolgenden durch ihre bedeutende Grösse unterscheiden. Die Function dieser vergrößerten Podien kommt hauptsächlich beim Eingraben zur Geltung.

#### *Hyalinoecia tubicola* Müll.

Dieser Wurm hat dadurch vielfach Interesse erweckt, dass seine Wohnröhre täuschend einem Federkiele gleicht und überdies aus einer eigenartigen Substanz, dem Onuphin<sup>\*)</sup> besteht. Da er nun seine so beschaffene Röhre niemals freiwillig verlässt, so ist er gezwungen, sie auch auf seinen Excursionen beständig mit sich herumzuschleifen.

Bringt man ein Exemplar aus seinem natürlichen Aufenthaltsorte, aus dem Sande, in ein Gefäss mit glattem Grunde (Glasschaale, so steckt es seinen Vorderleib, dessen erste 6 Podien-Paare ähnlich wie bei *Diopatra* die nachfolgenden bedeutend an Grösse übertreffen, aus der Röhre und versucht vorwärts zu kommen. Dabei bieten die betreffenden Podien ein überaus deutliches Bild der opponirten Stellung, und zwar paddeln die Paare einzeln, nicht in Gruppen, so dass die Undulation kaum merklich zum Vorschein kommt.

<sup>\*)</sup> Als ich seiner Zeit SCHMIEDEBERG (S2, p. 373) Röhren-Material dieser Art zur chemischen Untersuchung übergab, benannte ich das Thier im Einklange mit EHLERS, welcher die Aufstellung der neuen Gattung *Hyalinoecia* von Seiten MALMGREN's nicht anerkannt hatte, *Onuphis tubicola* Müll., und dementsprechend schuf auch SCHMIEDEBERG für den neuen chemischen Körper den Terminus »Onuphin«. Nachdem aber nun MALMGREN's Gattungsname für die MÜLLER'sche Art allgemein zur Annahme gelangt, der Gattungsname *Onuphis* hingegen jenem Arten-Complex zugetheilt worden ist, dessen Typus *Onuphis eremita* Aud. & Edw. repräsentirt, habe ich im Obigen ebenfalls den MALMGREN'schen Namen *Hyalinoecia* adoptirt. Im Einklange damit müsste eigentlich auch der Name Onuphin in *Hyalinoecin* verändert werden, was aber seine Schwierigkeiten haben wird. Ich hielt es indessen für angezeigt, im Interesse derjenigen Physiologen oder Chemiker, welche sich einmal wieder mit der Gerüstsubstanz der betreffenden Röhren zu beschäftigen gedenken, wenigstens klarzustellen, dass das SCHMIEDEBERG'sche Onuphin von einer Eunicide stammt, welche die Zoologen heute nicht mehr *Onuphis*, sondern *Hyalinoecia* nennen.

Sodann streckt es seinen Vorderleib noch weiter, zuweilen bis zum 14. Segmente aus der Röhre, und auch die Podien-Paare dieser nachgestreckten Segmente paddeln ebenso wie die 6 ersten einzeln. Alle diese Versuche führen aber zu keiner Locomotion. Anders auf rauhem Grunde. Auch hier paddeln zunächst die vordersten Podien, aber nur so lange, bis das Vorhandensein des rauhen Grundes recipirt worden ist. Nachdem dies geschehen, streckt das Thier  $\frac{1}{3}$ — $\frac{2}{3}$  seines Leibes unter starker Contraction der Ringmuskulatur und entsprechender Verlängerung der Segmente aus der Röhre, fixirt die vordersten Podien, insbesondere das 1. kräftigste Paar, und zieht sodann durch Contraction der gedehnten Längsmuskulatur den Hinterleib sammt Röhre nach. Die Fortbewegung ist also eine peristaltische. Beim Nachziehen erleidet der freie, sich contrahirende Leibesabschnitt in der Regel eine bogenförmige Krümmung, so dass man an die Locomotion der Spannerraupe, also an die geometroide Locomotion (vergl. unten p. 263) erinnert wird. Ermöglicht wird diese Krümmung durch die grosse Starrheit der Körperdecken, welche ein Charakteristikum der meisten Euniciden ist und bei der Gattung *H.* wohl ihren höchsten Grad erreicht.

Versetzt man unseren Wurm in einen Behälter mit Sand, so gräbt er sich zunächst mit seinem aus der Röhre ragenden Vorderleib ein und zieht dann den übrigen Leib sammt Röhre nach; doch häufig nur so weit, dass ein Theil der Röhre frei bleibt, aus welchem Theile dann das Thier gelegentlich seinen Vorderleib hervorstreckt.

In Folge der Durchsichtigkeit der Röhre kann man sich davon überzeugen, dass, sobald sich das Thier beruhigt hat, an seinem Leibe continuirlich rostrad oder caudad gerichtete verticale Wellen verlaufen, eine Undulation, welche im Gegensatze zu der durch laterale Wellen hervorgerufenen nichts mit Locomotion zu thun hat, dagegen, wie Bonx (04<sup>a</sup>, p. 185) für zahlreiche in Röhren lebende Anneliden nachweisen konnte, lediglich respiratorisch wirksam ist, indem sie einen Wechsel des in der Röhre eingeschlossenen Wassers bewerkstelligt.

Jedem Beobachter des Thieres muss auffallen, wie häufig und wie geschickt es sich in seiner Röhre umdreht. Es ist mir auch gelungen, die Bedeutung dieses Actes zu erkennen. Die Form der Röhre ist nicht die eines Cylinders, sondern die eines abgestutzten Conus. Die Basis des Conus, also der erweiterte Theil der Röhre, ist der Theil, wo der Wurm seinen Vorderleib vorzustrecken pflegt. Beim Eingraben in den Sand würde nun aber dieser erweiterte Theil der Röhre einen bedeutenden Widerstand darbieten und überdies vom Insassen, um wieder zur Oberfläche zu gelangen, umgedreht werden müssen. Beides wird aber dadurch vermieden, dass beim Eingraben, der verengte Theil der Röhre (die abgestutzte Spitze des Conus) vorangeht, und zu diesem Behufe dreht sich eben der Wurm vor dem Eingraben um, und natürlich auch wieder, nachdem dieser Act vollzogen ist. Ich habe viele Mal das Experiment mit ein und demselben Thiere wiederholt und gefunden, dass dem Eingraben regelmässig das Umdrehen vorherging.

Es ist nicht leicht, eine *H.* intact aus ihrer Röhre herauszubekommen; das Thier lässt sich eher zerdrücken, als dass es freiwillig seine schützende Hülle verlässt; die

beste Methode, das Thier frei zu bekommen, ist die von LOBIANCO angewandte, nämlich durch starkes Blasen in die Röhre. Gewaltsam aus seiner Röhre gebracht, erscheint unser Wurm überaus hilflos; er macht zwar paddelnde und peristaltische Bewegungen, diese führen aber selbst auf rauhem Grunde zu keiner ordentlichen Locomotion. Damit eine solche zu Stande kommen könne, muss sich eben offenbar zu jenen Bewegungen die dem Thiere als ständiger Begleiter beigegebene Röhre gesellen. Von selbst habe ich nie die freien Thiere ihnen angebotene Röhren wieder aufsuchen sehen; brachte ich aber das Ende einer solchen unmittelbar an den Kopf, so pflegte das betreffende Exemplar sofort hineinzukriechen.

Auf Sand gebracht bohren sich röhrenlose Thiere ebenso rasch und geschickt wie die in Röhren steckenden ein.

Nach Decapitation erscheint *H. t.* zunächst wie gelähmt; auch der sonst ziemlich kräftig sich geltend machende Umdrehreflex bleibt aus. Erst nachdem sich ein so operirtes Thier vom Choc erholt hat, kommt jener Reflex wieder bei ihm zum Vorschein. Reize werden sodann mit mastigoiden Schwimmbewegungen beantwortet. Paddeln der vordersten (nicht recidirten) Podien erfolgt dagegen nicht mehr. Demgemäss werden auch keine Einbohr-Versuche gemacht, und ebenso wenig kommt es zur Abscheidung einer neuen Röhre. Ich habe solche operirte Thiere über eine Woche (das heisst bis sie eingingen) auf Sand gehalten, um sie daraufhin zu prüfen. Gross ist daher der Contrast, welcher in dieser Hinsicht zwischen *H. t.* einer- und *H. rigida* sowie *Onuphis simplex* andererseits herrscht, bei welchen Arten, wie aus dem Nachfolgenden sich ergeben wird, auch decapitirte Thiere zu paddeln, sich einzugraben und Röhren zu bauen fortfahren können.

Da ich in der mir bekannten Litteratur keine Angaben darüber fand, ob sich ihrer Röhren beraubte Thiere deren neue bauen können, so hielt ich 2 röhrenlose, intacte Exemplare in einem Bassin mit Sand. Nach 1 Tage bereits hatten beide neue Röhren gebaut und sich eingegraben. Diese Röhren waren aber nicht wie die ursprünglichen federkielähnlich hart, sondern häutig-weich. Und auch jetzt noch, wo ich das niederschreibe, nachdem seit Bildung der neuen Röhren fast 3 Monate verflossen sind, fassen sich diese noch weich an. Ob die Thiere überhaupt nur Ein Mal im Stande sind, eine feste Röhre zu bauen, oder ob dies an gewisse Bedingungen geknüpft ist, welche die Gefangenschaft nicht erfüllt, muss dahingestellt bleiben.

#### *Hyalinoecia rigida* Clpde.

*H. r.* erreicht bei einer Länge von 5—6 cm nur 1 mm Breite, so dass sie ein überaus schlankes, fast fadenartiges Aussehen darbietet. Ihre Röhre ist nicht wie die der im Vorhergehenden geschilderten Art hornartig fest, sondern häutig dünn und meist dicht mit Sandkörnern bedeckt\*. Auch lässt sie sich aus dieser ihrer Röhre leicht herausnehmen, und frei

\*) Aus der von CARUS (55, p. 209) gegebenen Diagnose des Genus *Hyalinoecia* muss daher der Passus: »tubus corneus, pellucidus, rigidus, teres, sine corpusculis alienis« eliminirt werden; denn er passt allein auf *H. tubicola*, nicht auf *H. rigida*.



benimmt sie sich durchaus nicht so unbeholfen, wie die andere nur gewaltsam aus ihrer Röhre zu bringende Art.

Beobachtet man ein Exemplar von *H. r.* mit Röhre in Gefässen ohne Sand, so sieht man es bald ebenso wie *H. t.* seinen Vorderkörper mit den kräftiger ausgebildeten Podien abwechselnd vorstrecken und wieder zurückziehen; aber Locomotions-Versuche werden keine gemacht; es kommt also bei dieser Art die Röhre locomotorisch nicht in Betracht.

Bringt man der Röhre entnommene Thiere in Gefässe mit glattem Grunde, so machen sie zunächst in Folge des starken Reizes längere Zeit hindurch äusserst lebhaft mastigoide Schwimmbewegungen. Beruhigt und zu Boden gesunken, paddeln sie sodann mit den vordersten 8—10 Podien-Paaren ebenso deutlich wie *H. t.* und kommen auch im Gegensatze zu letzterer Art auf diesem Grunde ziemlich gut vorwärts, was auf dem Vorhandensein eines klebrigen Secretes beruht, desselben Secretes, welches auch zum Röhrenbau dient. Rascher erfolgt aber die Fortbewegung auf rauhem Grunde. In beiden Fällen wird der Leib, soweit er nicht am Paddeln theilhaft ist, also abgesehen von den vordersten 8—10 Segmenten, ohne Theilnahme der Podien nur nachgeschoben und nachgezogen, also peristaltisch fortbewegt. Trotzdem die Körperwandungen von *H. r.* noch starrer sind als die von *H. t.*, so wird doch der Leib der ersteren bei ihrer Locomotion niemals so wie bei letzterer spannerartigen gehoben; offenbar ist hierzu die starre Röhre nöthig; denn *H. t.* macht ja diese Bewegungen auch nur so lange, als sie ihrer Röhre nicht beraubt worden ist.

Auf Sand gebracht bohren sich der Röhre beraubte Thiere sofort ein und bauen gleichzeitig mit Hilfe von Ausscheidungen des Vorderleibes eine neue, ringsum mit Sandkörnern bedeckte Röhre. Lediglich die mit den kräftigen Podien ausgerüsteten, vordersten Segmente sind beim Eingraben theilhaft; die übrigen werden nachgezogen.

Gross ist auch der Gegensatz der beiden Arten in ihrem Verhalten nach der Decapitirung. Während *H. t.* einer Choc-Wirkung unterliegt, von der sie sich nur langsam und niemals vollständig erholt, macht *H. r.* nach diesem Eingriffe sehr lebhaft und ziemlich lange andauernde mastigoide Schwimmtouren, der Umdrehreflex ist bei ihr nur wenig vermindert, und überdies ist sie im Stande, sich ohne Kopf einzugraben und eine regelrechte Röhre zu bauen. Sie kann dies selbst dann noch, nachdem ausser dem Kopfe auch die darauffolgenden 2—3 Segmente mit abgetragen worden waren; ja selbst nach dem Abtragen von 4—5 Segmenten macht sie noch Eingrab-Versuche und bringt auch noch ein Röhren-Bruchstück zu Stande; nach dem Abtragen von 6—7 Segmenten hören aber diese Eingrab-Versuche auf, weil eben damit das Thier seiner beim Paddeln und Graben wirksamsten Podien nahezu ganz beraubt worden ist. Während *H. t.* Sehorgane besitzt, ist *H. r.* augenlos; ob aber diese Organisations-Verschiedenheit bei dem contrastirenden Verhalten, welches die beiden Arten im decapitirten Zustande darbieten, ursächlich mit in Betracht kommt, muss vorläufig dahingestellt bleiben.

Obwohl sich *H. r.* sehr rasch und geschickt durch mastigoide Schwimmbewegungen im

Wasser fortzubewegen vermag, so macht sie doch in tiefes Wasser versetzt davon keinen Gebrauch, sondern sinkt regungslos zu Boden.

*Onuphis simplex* Gr.

Diese Eunicide scheint mit Vorliebe ganz im Sande eingegraben zu leben; wenigstens habe ich sie nie so wie *Hyalinoecia tubicola* und *Diopatra neapolitana* den vordersten Theil ihrer Wohnröhre aus dem Sande erheben und mit dem Vordertheil ihres Leibes ihre nächste Umgebung sondiren sehen. Und doch sind auch bei ihr ebenso wie bei den beiden genannten Arten die vordersten 8—10 Podien-Paare nicht nur durch bedeutendere Grösse, sondern auch durch überzählige Cirren ausgezeichnet. Aus ihrer sandigen Röhre kann sie sehr leicht herausbefördert werden.

Bringt man ein solches röhrenloses Thier in ein Gefäss mit glattem Grunde, so paddelt es überaus deutlich mit seinen vordersten Podien, ohne dass dies aber zu ausgiebiger Locomotion führte. Auf rauhem Grunde dagegen kommt es sehr rasch vorwärts; dabei steigert sich das Paddeln in so hohem Grade, dass der Kopf förmlich hin und her geschleudert, und in Folge dessen eine sehr ausgesprochene Zickzacklinie oder Undulation markirt wird. Diese heftigen Paddel-Bewegungen stehen aber normaler Weise bei dieser Gattung ebenso wie bei *Hyalinoecia* und *Diopatra* im Dienste des Eingrabens. Bei dem paddelnden Schwimmgange der vordersten Segmente verhält sich der übrige Leib durchaus passiv; er wird einfach nachgezogen; dass er selbst nicht einmal peristaltisch der Vorwärtsbewegung zu Hilfe kommt, geht schon daraus hervor, dass er meist in aufgerolltem Zustande nachgezogen wird.

Der Umdrehreflex macht sich stark geltend.

Auf Sand gebracht graben sich röhrenlose Thiere vermittelt der erwähnten paddelnden Bewegungen des Vorderkörpers äusserst rasch und geschickt ein, wobei der übrige Körper lediglich nachgezogen wird. Gleichzeitig bilden sie unter reichlicher Secret-Ausscheidung eine Wohnröhre, welche kurze Zeit danach, wenn das Thier wieder ausgegraben wird, schon das für die Art charakteristische Aussehen darbietet.

In tiefes Wasser versetzt, machen ihrer Röhren beraubte Thiere zunächst die auf jeden Reiz erfolgenden mastigoiden Schwimmbewegungen, um sodann ohne jeden weiteren Schwimm-Versuch zu Boden zu sinken.

Werden in Röhren befindliche Thiere auf Sand gebracht, so bleiben sie längere Zeit auf dem Sande liegen, bevor sie sich wieder eingraben, und wenn sie sich dazu anschicken, so verlassen sie die Röhre, um eine neue zu bauen. Sie sind offenbar nicht im Stande, sich sammt Röhre einzugraben.

Decapitirt verhält sich *O. s.* ähnlich wie *Hyalinoecia rigida*. Sie erleidet nämlich ebenso wie letztere keine Choc-Wirkung, schwimmt im Gegentheil überaus lebhaft mastigoid umher, lässt, wenn auch geschwächt, den Umdrehreflex erkennen und fährt fort, sehr kräftig mit den vordersten Podien zu paddeln. Was aber am interessantesten: auch *O. s.* kann sich nach Entfernung des Kopfes, sowie eines Theiles der vordersten Segmente (ich habe

an meinem Versuchsthier nur 2 resecirt, es hätten aber nach den an *Hyalinoecia rigida* gemachten Erfahrungen wohl auch mehr sein können mit diesem ihrem verstümmelten Vorderkörper paddelnd eingraben und gleichzeitig eine Röhre aufertigen. Die Röhre eines derart eingegrabenen und nach Verlauf einer Stunde wieder ausgegrabenen Thieres unterschied sich in Nichts von jener normaler Würmer. Auf den Sand zurückgebracht, grub sich das betreffende operirte Thier wieder ein, wobei es aber, ebenso wie die intacten Thiere zu thun pflegen, die alte Röhre verliess, um sich wiederholt eine neue zu bauen.

Ich habe das operirte Thier unter Circulation gesetzt. Nach 1 Monat hatte es bereits einen schmalen conischen, geringelten, mit 4 winzigen Antennen besetzten Kopfanhang regenerirt; 6 leere Röhren bewiesen, dass es eben so oft aus dem Sande hervorgekrochen war und sich wieder neu eingegraben hatte. Die Regeneration scheint aber sehr langsam zu verlaufen; denn am Tage, wo ich dies niederschreibe, nach Verfluss weiterer 7 Wochen (also fast 2 Monate nach der Operation), erscheint der neugebildete Kopf noch immer als ein winziger conischer Anhang.

#### *Diopatra neapolitana* D. Ch.

Die schon bei den Gattungen *Hyalinoecia* und *Onuphis* angebahnte Modification des vordersten Körper-Abschnittes durch Vergrösserung und besondere Ausrüstung einer gewissen Anzahl von Podien, welche fast ausschliesslich der Locomotion vorstehen, erreicht bei *Diopatra* ihren höchsten Grad; denn die betreffenden Podien, bei ihr die ersten 4 Paare, sind nicht nur durch Grösse und Configuration, sondern auch dadurch ausgezeichnet, dass sie aus der Reihe der übrigen heraus, nach der Bauchseite zu gerückt sind.

Aus ihrer Röhre genommen macht *D.* sehr lebhafte mastigoide Schwimmbewegungen, vermittelt welcher sie äusserst rasch ihren Ort zu verändern vermag. Dass aber diese auch bei ihr lediglich Abwehr- und Flucht-Bewegungen darstellen, geht daraus hervor, dass sie in tiefes Wasser versetzt nach wenigen mastigoiden Schlägen plump zu Boden sinkt.

Auf dem Grunde paddelt *D.* ebenso ausgesprochen wie ihre Verwandten; auch macht sich dabei, wenn auch nicht so intensiv wie bei *Onuphis*, das Hin- und Her-Schlagen des Kopfes als Ausdruck der Zickzack-Linie oder der Undulation geltend. Während sie auf glattem Grunde nur schwer von der Stelle kommt, ist sie auf rauhem Grunde im Stande, sehr rasch ihren Ort zu verändern. Bei diesem Schwimgange sind hauptsächlich die 4 ersten kräftigeren Podien-Paare wirksam; die Podien des übrigen ersten Körper-Drittels, etwa so weit als die Kiemen reichen, theiligen sich auch noch etwas an der Fortbewegung, wogegen jene des Hinterkörpers sich durchaus passiv verhalten. Es wird daher dieser Körpertheil, für den Fall, dass er sich nicht peristaltisch an der Locomotion theilnimmt, wozu er in ziemlich hohem Maasse befähigt ist, einfach vom Vordertheil mitgeschleppt.

Die Borsten werden beim Vorschlage der Podien nur wenig eingezogen.

Der Umdrehreflex ist stark ausgebildet.



Bringt man ausgegrabene, in ihren Röhren befindliche Thiere auf Sand, so verlassen sie ihre Röhren, um sich von Neuem einzugraben. Bei diesem Eingrabeacte, bei dem sie entfernt nicht so energisch wie *Onuphis* vorgehen, kommen lediglich die kräftig paddelnden 4 ersten Podien-Paare sowie ihre starken, schaufelförmig den Sand aufwühlenden Borsten zur Verwendung, der übrige Leib wird ruckweise nachgezogen. Gleichzeitig mit dem Eingraben wird auch Secret zur Bildung einer neuen Röhre abgeschieden. Wie sich röhrenlose *D.*-Exemplare benehmen, wenn sie nicht auf Sand, sondern in ein Gefäß, wo ihnen nur stellenweise Sand zur Verfügung steht, versetzt worden sind, insbesondere, wie sie dabei die Anhänge ihres Kopflappens und Rumpfes verwenden, das ist schon in einer früheren Publikation (53, p. 130) von mir beschrieben worden.

Decapitirt macht *D.* zunächst längere Zeit hindurch heftige mastigoide Schwimmbewegungen. Beruhigt und zu Boden gesunken bewegen sich solche Thiere mit den ihnen verbliebenen vordersten Podien (ich habe einem ausgewachsenen Versuchsthier den Kopf und 1 Körpersegment und einem jugendlichen des Schwanzendes entbehrenden den Kopf und 2 Segmente recidirt) ebenso paddelnd wie vorher, jedoch mit sehr viel geringerem locomotorischem Erfolge. Der Umdrehreflex kommt nach wie vor kräftig zur Geltung. Auf Sand versetzt, beginnen die operirten Thiere ähnlich wie *Hyalinoecia rigida* und *Onuphis simplex*, sich einzugraben und zugleich Röhren zu bauen. Während aber diese Acte bei den letzteren sehr rasch, fast ebenso rasch wie im intacten Zustande vor sich gehen, erfolgen sie bei *D.* umgekehrt sehr langsam; meine beiden Versuchsthierchen hatten beinahe 2 Stunden dazu nöthig, was wohl damit zusammenhängt, dass der für die paddelnden Eingrabe-Bewegungen geeignete Theil des Vorderleibs bei *D.* so viel kürzer ist als bei den anderen beiden Gattungen. Nachdem aber ein Mal die Röhre gebildet, unterscheidet sie sich auch bei unserer operirten *D.* in Nichts von der intacten Exemplare; auch wird aus jener der kopfloze Vorderkörper ebenso in Intervallen hervorgestreckt und zurückgezogen wie aus dieser der intacte.

Von den beiden operirten und unter Circulation gehaltenen Thieren verliess das grössere nach 1 Woche seine Röhre und war nach weiteren 2 Wochen in mehrere Stücke zerfallen; das kleinere dagegen, welches sich andauernd unter dem Sande aufhielt, hatte zu dieser Zeit bereits einen sehr dünnen, mit winzigen Antennen und Cirren besetzten Kopfanhang regenerirt. Ungefähr 6 Wochen später war die Neubildung schon so weit herangewachsen, dass sie sich nur noch wenig von den nachfolgenden Segmenten unterschied, und nach weiteren 14 Tagen, also 11 Wochen nach der Operation stimmte das Aussehen des aus Kopf und 11 neuen Segmenten gebildeten Regenerates vollständig mit dem des entsprechenden Körperabschnittes nicht operirter Thiere überein. Gleichzeitig hat das Thier ein aus ca. 20 Segmenten bestehendes Schwanzende regenerirt. *Diopatra* eignet sich daher sehr für Regenerations-Versuche. —

Die der letzten noch in Betracht kommenden Euniciden-Gruppe angehörigen Würmer sind durch einen sehr langen und dem entsprechend viele Segmente zählenden, drehrunden Leib, durch einen nahezu aller sensorischer Anhänge entbehrenden, aber zum Graben geeig-

neten Kopflappen und durch sehr einfach gestaltete, wenig voluminöse und ebenfalls der meisten typischen Anhänge verlustig gegangene Podien ausgezeichnet. Bei der Locomotion dieser als *Lumbriconereiden* unterschiedenen, stets im Sande eingegraben lebenden und mit einer überaus kräftig ausgebildeten Ringmuskulatur versehenen Thiere spielt die Peristaltik weitaus die bedeutendste Rolle.

*Lumbriconereis breviceps* Ehl.

Aus ihren Galerien ausgegrabene oder aus ihren Röhren getriebene Exemplare pflegen zunächst in aufgerolltem Zustande liegen zu bleiben, nach einiger Zeit aber in Bewegung zu gerathen, langsam auf glattem, ziemlich rasch hingegen auf rauhem Grunde. Eingeleitet wird diese Fortbewegung stets durch die Podien, und zwar in der Regel durch jene des Vorderkörpers. Trotz der relativ so geringen Grösse dieser Podien kann man sich doch ohne Weiteres davon überzeugen, dass sie in opponirter Stellung schlagen, also paddeln. Zunächst paddeln nur einzelne Paare, mit zunehmender Geschwindigkeit aber Gruppen von 3—5 Paaren, und dementsprechend macht sich auch eine in Folge der Kürze der Bögen zwar schwache, aber gleichwohl deutlich erkennbare Undulation geltend. An diesem Schwimmgange können sich grosse Strecken des Körpers theilhaben, ja in seltenen Fällen sogar der ganze Körper; in der Regel aber ist der genannte Gang auf kleine Strecken beschränkt, und die Mehrzahl der Segmente wird peristaltisch nachgezogen und nachgeschoben. Da die Muskulatur dieser Euniciden ein immenses Contractions- und Expansions-Vermögen besitzt, da sich ein und dasselbe Thier auf eine Länge von ca. 20 cm auszudehnen und auf eine solche von 7—8 cm, also fast auf  $\frac{1}{3}$  zusammenzuziehen vermag, so lässt sich ermessen, in welchem hohem Grade die Locomotion hier durch Peristaltik unterstützt werden kann.

An den am Schwimmgange participirenden Segment-Gruppen lässt sich auch leicht feststellen, dass auf der convexen Seite der Bögen die Podien caudad und an der concaven Seite rostrad schlagen, dass also paradoxer Rückschlag vorhanden ist. Beim Vorschlag der Podien werden die Borsten nicht vollständig zurückgezogen; dagegen ist, ähnlich wie bei vielen Aphroditeen (vergl unten p. 228) das Parapodium in seiner Gesamtheit in hohem Grade retractil. Diese Fähigkeit, das ganze Parapodium einzuziehen, hat sich wohl bei diesen weniger in constanten Röhren sich aufhaltenden als in ausgedehnten Galerien herumkriechenden Würmern im Anschlusse an diese ihre Lebensweise ausgebildet, indem eben bei der vorherrschenden Peristaltik ein glatter Leib leichter nachgezogen und vorgeschoben werden kann als ein solcher, wo die Podien vorspringen. Der Umdrehreflex ist kräftig ausgebildet.

Mit ihrem Vorderkörper vermögen unsere Thiere zwar ziemlich lange anhaltende mastigoide Schwimmbewegungen auszuführen, aber, in tiefes Wasser versetzt, machen sie von diesem Vermögen keinen Gebrauch; denn sie sinken regungslos zu Boden. Die mastigoiden Bewegungen gehen zuweilen in schraubenförmige oder helicoidale über, und in dieser Form scheinen sie mir auch beim Eingraben mitzuwirken.

Auf Sand versetzte Exemplare graben sich sofort und überaus rasch ein; nur der Vorderkörper ist dabei activ, der ganze übrige Leib wird nachgezogen. Gleichzeitig scheiden die Thiere ein klebriges Secret aus, an dem der Sand haftet. Ein gleich nach dem Eingraben wieder ausgegrabener Wurm war schon seiner ganzen Länge nach von einer solchen Sandröhre umgeben. Eben dieser Wurm fing nun mit seinem Vorderkörper gleich wieder an sich einzugraben, blieb aber mit dem übrigen Leibe ungefähr  $\frac{1}{4}$  Stunde in der alten Röhre auf dem Sande liegen, um dann erst den Eingrabe-Act zu vollenden. Ich vermuthete, dass diese Verzögerung des Actes durch die Erschöpfung des zum Röhrenbau nöthigen Spinnstoffes verursacht worden war; denn nachdem ich dasselbe Thier wiederum ausgegraben hatte, wies es nur an seinem Vordertheil den Anfang einer Röhre auf.

Bringt man Exemplare in ein Gefäss, wo nur wenig Sand zerstreut liegt, so lässt sich der Röhrenbau im Einzelnen verfolgen. Vor Allem kann man dann sich davon überzeugen, dass der Haupttheil des Secrets ventral in der Kopflappen-Region abgeschieden wird, und dass in der Regel von dieser Stelle aus auch die Röhrenbildung ausgeht. In dem Maasse als ein Röhrenstück fertig ist, wird es nach hinten geschoben, wobei in erster Linie die Peristaltik, theilweise aber auch die Podien mitwirken.

Decapitation ruft bei diesen Würmern einen sehr starken Blutverlust hervor. Ein Exemplar, welchem der Kopflappen nebst den ersten 4 Segmenten abgetragen worden war, blieb eingerollt liegen, indem es unregelmässig die Podien und peristaltisch den Leib hin und her bewegte. Der Umdrehreflex fungirte nur noch schwach. Auf Sand gebracht, machte das operirte Thier keinerlei Einbohrungs-Versuche, secernirte dagegen, besonders am Vorder- und Hinterende, Spinnstoff für den Röhrenbau, so dass der Körper nach kurzer Zeit an diesen Stellen von Röhren-Fragmenten umgeben war. Zum Baue einer vollständigen Röhre kam es aber nicht.

Ein zweites Exemplar, dem nur der Kopflappen nebst dem 1. Segment recidirt worden, und dementsprechend der Blutverlust viel geringer gewesen war, zeigte sich nach dieser Operation viel lebhafter; es bewegte sich sowohl durch Paddeln der Podien, als auch peristaltisch, und der Umdrehreflex fungirte nach wie vor kräftig. Auf Sand versetzt machte es entschiedene Einbohr-Versuche und schied gleichzeitig Spinnstoff für die Röhrenbildung aus. Aber auch bei ihm führten diese Versuche zu keinem Resultate: weder gelang es ihm sich einzubohren, noch kamen mehr als Fragmente einer Röhre zu Stande.

Ich habe die beiden operirten Thiere unter Circulation gesetzt. Nach 5 Tagen zerfiel jenes, wo 4 Segmente recidirt worden waren, in mehrere Stücke, und nach weiteren 4 Tagen zerfiel ebenso das andere.

Von Lumbriconereiden habe ich auch *Notocirrus geniculatus* Gr. in Bezug auf seine Locomotion untersucht; aber im Wesentlichen so übereinstimmend mit *L. i.* gefunden, dass ich mir die Schilderung ersparen kann.

Die gleiche Beschränkung lege ich mir in Bezug auf mehrere andere von mir studirte Arten auf, und zwar solche, welche sich dadurch zwar an die zuerst geschilderten



Euniciden anschliessen, dass ihre cephalen und podialen Receptoren noch einigermaassen zur Ausbildung gelangen, aber doch insofern mehr mit den Lumbriconereiden übereinstimmen, dass ihr eine sehr bedeutende Länge erreichender Leib vorwiegend peristaltisch bewegt wird; es handelt sich um: *Eunice siciliensis* Gr., *Marphysa sanguinea* Mont. und *Halla parthenopeia* D. Ch. Nur das sei hervorgehoben, dass ich auch bei diesen 3 Arten, wo ebenso wie bei *Lumbriconereis* trotz Überwiegen der Peristaltik die Fähigkeit zu podialer Locomotion vorhanden ist, das Vorhandensein der Undulation, der opponirten Podienstellung und des paradoxen Rückschlages, also dessen, was den Hauptzweck dieser Untersuchung bildet, feststellen konnte.

### δ. Familie der Aphroditeen.

In dieser Familie sind, was Leibesform und Lebensweise betrifft, noch grössere Gegensätze vereinigt als in der vorhergehenden. Die im Nachfolgenden geschilderten Typen sind zwar entfernt nicht zahlreich genug, um hiervon ein erschöpfendes Bild zu geben; aber das uns hier Interessirende jener Gegensätze wird doch durch die getroffene Auswahl genügend illustriert.

Ich beginne mit den Polynoinen, einer Unterfamilie, welche vorzügliche Schwimmer einschliesst, und zwar mit:

#### *Lepidasthenia elegans* Gr.

Wie die meisten Polynoinen, so ist auch die in Schwämmen und in Felsspalten hausende *L.* in so hohem Grade stereotrop, dass sie auch in den Versuchs-Aquarien mit Vorliebe den Rändern angeschmiegt zu liegen trachtet. Bringt man sie auf rauhem Grunde zur Locomotion, so paddelt sie überaus deutlich mit Gruppen von 4 Podien-Paaren, wobei die Borsten des allein ausgebildeten ventralen Parapodiums beim Vorschlage nahezu ganz retrahirt werden; zugleich macht sich eine der Kürze der Bögen entsprechende Undulation geltend. An einem aus 70 Segmenten bestehenden Exemplare zählte ich ca. 18 Bögen. Reizt man nun ein in solchem Schwimmgange befindliches Thier, so geht es sofort in förmliches Schwimmen über, und zwar ganz so wie *Nereis* und *Staurocephalus* derart, dass es die Längen und Amplituden der Wellen sowie die Intensität ihrer Schwingungen bedeutend steigert. Entsprechend der Zunahme der Wellenlängen wächst natürlich auch die Länge der Halbwellen oder der Bögen, welche nun aus je 10 Segmenten bestehen, so dass die Wellenlinie nicht mehr aus 18 wie beim Schwimmgange, sondern nur noch aus ca. 7 Bögen besteht. *L.* schwimmt überaus rasch und geschickt, in der Regel so wie *Nephtys* hart über dem Grunde, besonders in Gefässen mit glattem Boden; sie kann sich aber auch in gleichem Tempo höher über dem Boden schwimmend fortbewegen. Während bei allen übrigen guten Schwimmern die Borsten auch dann nicht beim Vorschlage retrahirt werden, wenn sie sich im Schwimmgange befinden (vergl. unten p. 256), macht *L.* darin eine Ausnahme; denn sie

werden bei ihr, so lange als sie sich in diesem Gange bewegt, stark eingezogen. Sobald sie aber ihre Undulation so weit gesteigert hat, dass der Schwimmgang in förmliches Schwimmen übergeht, dann werden die Borstenfächer nicht mehr eingezogen. Es ist dies ein Beweis dafür, dass das Einziehen und Ausstrecken der Borstenfächer nicht automatisch mit dem Vorschlage und Rückschlage der Parapodien verkettet ist (vergl. auch unten p. 234).

*L.* kann sowohl mit dem Kopfe als auch mit dem Schwanze voranschwimmen. Auf starken Reiz antwortet sie mit mastigoiden Schwimmbewegungen.

Der Umdrehreflex ist sehr stark ausgebildet.

*L.* hat die, wie wir weiterhin sehen werden, bei Aphroditeen häufig vorkommende Fähigkeit, die Podien stark zu heben (an den Leib zu ziehen) und zu senken. Bei den im Sande lebenden Arten dient diese Podien-Bewegung zum Eingraben (vergl. unten p. 228 und 230).

Auf Sand gebracht gräbt sich *L.* eine Rinne, in welcher sie fest angeschmiegt liegen bleibt, gräbt sich aber nicht ganz ein.

Decapitirt macht unser Wurm zunächst einige mastigoide Schwimmbewegungen. Ein Exemplar, welchem nur der Kopflappen recidirt worden war, bewegte sich, nachdem es wieder auf den Grund gelangt war, spontan längere Zeit hindurch ganz in demselben Schwimmgange wie die intacten Thiere. Ein zweites, welchem nebst dem Kopflappen noch 4 Segmente recidirt worden waren, blieb, nachdem die mastigoiden Schwimmbewegungen aufgehört hatten, ruhig liegen. Der Umdrehreflex fungirte bei beiden noch immer stark, ebenso der Stereotropismus.

*L.* vermag ebenso wie einige weiterhin zu betrachtende Aphroditeen ihre Stammesmuskulatur sehr stark zu contrahiren. Nimmt man ein solches Thier in die Hand, so fühlt es sich hart an; seine Steifigkeit ist so gross, dass es aufrecht wie ein Stab am einen Ende gehalten werden kann.

Ich habe die beiden operirten Thiere unter Circulation gehalten. Nach 8 Tagen waren sie noch äusserst frisch und bewegten sich sowohl durch Schwimmgang als auch durch Schwimmen. Nach weiteren 14 Tagen fand ich sie aber in Stücke zerfallen.

### *Polynoë areolata* Gr.

Gegenüber *Lepidasthenia* erscheint diese zwischen den Wurzeln von *Posidonia* hausende Polynoine sehr plump, sie ist aber trotzdem einer sehr raschen Fortbewegung fähig. Man muss sie nur in Gefässen mit glattem Boden beobachten; denn so gross ist ihr Stereotropismus, dass sie sich auf jeder rauhen Fläche fest andrückt. Bei langsamer Locomotion paddelt *P. a.* mit Gruppen von ca. 6 Podien-Paaren, und schon dabei kommt die Undulation sehr deutlich zum Vorschein. In viel höherem Grade aber macht sich diese bei rascher Fortbewegung geltend, also dann, wenn das Thier aus dem Schwimmgange in förmliches Schwimmen übergeht. Dabei wächst die Zahl der die Gruppen zusammensetzenden Podien-Paare ungefähr auf das Doppelte, und dem entsprechend wachsen auch die Längen und Amplituden der Wellen, sowie ihre Schwingungs-Intensität. Auch beim Schwimmen

gleitet das Thier stets hart über dem Boden hin. In Behälter mit tiefem Wasserstande versetzt sinkt es aber regungslos zu Boden.

Die Borsten werden beim Vorschlage nicht eingezogen. Der Umdrehreflex fungirt stark; wiederholt man aber das Experiment öfters hintereinander, oder fasst man die Thiere derb dabei an, so verharren sie längere Zeit in der Rückenlage, sie »stellen sich dann todt«.

Auf Sand gebracht bewegt sich *P. a.* eine Zeit lang im Schwimmgange, dann aber bohrt sie sich eine Strecke weit ein, wobei die wie bei den meisten Aphroditeen einer starken Hebung und Senkung fähigen ventralen Parapodien, resp. deren Borsten ähnlich wie bei *Aphrodite* das Grabgeschäft besorgen.

Decapitirte Exemplare fahren fort, sich ganz wie intacte zu bewegen; auch der Umdrehreflex fungirt nahezu unverändert. Ich habe mehrere operirte Exemplare unter Circulation gehalten, sie erlitten aber alle Rüssel-Prolapsus und lebten daher nicht über eine Woche. —

Die Unterfamilie der Sigalioninen umschliesst langgestreckte Arten, welche sich locomotorisch theils den agilen Polynoinen, theils mehr den weiterhin zu betrachtenden trägeren Hermioninen anschliessen. Ein Vertreter der agilen Arten ist:

*Sthenelais dendrolepis* Clpde.

Von diesen im Sande eingegraben oder zwischen *Posidonia*-Wurzeln lebenden Würmern erhielt ich Exemplare bis zu 15 cm Länge.

Die langsame Fortbewegung geschieht durch ausgesprochenes Paddeln von 5—6 Podien-Paaren, wobei sich auch eine entsprechend schwache Undulation geltend macht. Dieser Schwimmgang erfolgt rascher auf rauhem als auf glattem Grunde, weil eben auf ersterem die kräftigen Hakenborsten der ventralen Chätopodien einen besseren Halt finden.

Sowohl spontan, als auch auf Reiz kann die langsame Bewegung in rasches Schwimmen übergehen, und zwar ganz wie bei den im Vorhergehenden geschilderten Arten dadurch, dass sowohl die Schwingungs-Intensität als auch die Amplituden der Wellen wachsen. Die dementsprechend grösser gewordenen Bögen umfassen dann ca. 12 anstatt 6 Podien-Paare wie beim Schwimmgange.

Wenn auch die Podien keine auf besondere Ruder-Wirkung gerichtete Modificationen erkennen lassen, so bieten sie doch grosse Flächen dar, zu welchen sich auch die der nicht retractilen Borstenfächer der dorsalen Chätopodien gesellen. Es kann daher keinem Zweifel unterliegen, dass auch das Schwimmen von *Sth.* auf dem Zusammenwirken einer undulatorischen und einer podialen Componente beruht.

Lebensfrische Exemplare schwimmen zuweilen in einem Tempo, welches dem der besten Schwimmer unter den Polynoinen nur wenig nachsteht. Durch die Stetigkeit und Zierlichkeit seiner Undulation erinnert sogar unser Wurm an *Nephtys*, mit welchem er auch darin übereinstimmt, dass er sich stets dicht über dem Grunde hält.



Auf jeden starken Reiz hin macht *Sth.* mastigoide Schwimmbewegungen. In tiefes Wasser versetzt sinkt sie regungslos zu Boden.

Wie die meisten aus sehr zahlreichen Segmenten bestehenden Polychäten, so ist auch *Sth.* einer bedeutenden Verkürzung oder Verlängerung ihres Körpers fähig, und diese auf abwechselnder Contraction der Längs- und Ringmuskulatur, also auf Peristaltik beruhende Action kann auch locomotorisch wirksam werden. Insbesondere beim Schwimmgange kommt es vor, dass, während der Vorderkörper paddelt, der Hinterkörper oder doch Theile desselben peristaltisch nachgezogen und nachgeschoben werden.

Der Umdrehreflex macht sich in der Regel stark geltend; in der Regel, denn es kommt vor, dass, nachdem Exemplare mehrmals hintereinander positiv reagirt haben, sie ähnlich wie *Polynoë* für längere Zeit in der Rückenlage verharren; wir werden sehen, dass die nächst zu betrachtende Art in diesem »sich todt stellen« *Sth.* noch übertrifft.

Auf Sand gebracht pflegt sich unser Wurm sofort einzugraben. Dieses Eingraben ist aber einigermaassen complicirt; denn es können nicht weniger als 4 verschiedene Actionen dabei betheiligt sein: 1. und zwar in allen Fällen, wirken dabei mit die vordersten, rostrad convergirenden, kräftigsten Podien, weshalb auch der Kopf stets etwas vorseilt; 2. können gleichzeitig die übrigen Podien, welche, wie bei den meisten Aphroditeen, stark gehoben und gesenkt zu werden vermögen, den Sand aufschauflern, so dass der zugehörige Leibesabschnitt einsinkt, oder es kann anstatt dessen 3. während der Vorderleib gräbt, der Hinterleib kräftig unduliren und sich so nachdrängen; oder es kann endlich 4. der grabende Vorderleib den Hinterleib nachziehen. In der Regel wirken 1 und 2, weniger häufig 1 und 4 und am seltensten 1 und 3 zusammen. Mit dem Eingrabe-Act speciell durch Aufschauflern des Sandes vermittelt der Podien scheint mir die so eigenthümliche Borstenform in Zusammenhang zu stehen, durch welche die Sigalioninen ausgezeichnet sind. Die distalen Abschnitte der Borsten ihrer dorsalen Chätopodien sind nämlich mit einem ziemlich weit vom Schaft abstehenden, spiral verlaufenden Bande versehen, so dass im Profil diese Borsten sägeähulich eingeschnitten erscheinen. Ich vermuthe nun, dass die Windungen dieser Spiralen Schaufeln ähnlich den Sand aufheben.

Decapitirt (es wurde einem Exemplare der Kopf nebst den ersten 5 Segmenten recidirt) macht unser Wurm längere Zeit hindurch heftige mastigoide Schwimmbewegungen. Auf den Grund zurückgekehrt, bewegt er sich in demselben Schwimmgange wie intacte und kann auch so wie diese durch Steigerung der Undulation aus dem Schwimmgange in förmliches Schwimmen übergehen. Der Umdrehreflex fungirt nur noch schwach. Auf Sand gebracht blieb das operirte Thier, welches starken Pharynx-Prolapsus erlitten hatte, zunächst frei liegen; nach einigen Stunden aber grub es sich, und zwar lediglich nach der 2. der oben aufgeführten Weisen, nämlich durch Heben und Senken der gesammten Podien, etwas ein.

Das operirte Thier lebte so unter Circulation noch 7 Tage, ohne dass der Rüssel-Prolapsus zurückgegangen wäre; sodann zerfiel es in mehrere Stücke.

*Psammolyce arenosa* D. Ch.

Auch von dieser mit *Sthenelais* die Wohnplätze theilenden Sigalionine, welche CLAPARÈDE dem sie nur in verstümmeltem Zustande vorgelegen hatte, in seiner Diagnose (68, p. 102) als »longitudine ignota« bezeichnet, habe ich bis zu 15 und 16 cm lange Exemplare erhalten.

Trotz dieser ihrer so bedeutenden Länge macht sie aber *Sthenelais* gegenüber einen überaus plumpen Eindruck, was einigermaassen schon durch die grössere Breite ihres Körpers, hauptsächlich aber durch die Trägheit ihrer Bewegungen verursacht wird.

Auch *Ps.* bewegt sich paddelnd, und zwar mit Gruppen von ca. 6 Podien-Paaren unter entsprechend schwacher Undulation. Dieser Schwimmgang vollzieht sich nur schwer auf glattem, besser auf rauhem Grunde.

Niemals wird die Intensität der Undulation, sei es durch rascheres Schwingen, sei es durch grössere Amplitude der Wellen gesteigert, und es geht daher auch bei *Ps.* der Schwimmgang niemals in Schwimmen über. Wohl aber reagirt sie so wie die meisten Polychäten auf starke Reize mit mastigoiden Schwimmbewegungen.

*Ps.* ist in hohem Grade stereotrop, und auf Sand gebracht bohrt sie sich sofort ein. Dieses Einbohren geschieht im Gegensatze zur nahe verwandten *Sthenelais* ausschliesslich durch Heben und Senken der Podien, das heisst durch Aufschaukeln des Sandes, so dass der Wurm ohne jede Progressivbewegung seiner ganzen Länge nach, da wo er liegt, einsinkt. Bei diesem Eingrabe-Modus kommt ihm zu Gute, dass nicht nur die Borsten, sondern wie bei den meisten Aphroditeen auch die Podien in toto eingezogen werden können; denn da dieses Einziehen mit dem Senken der Podien einhergeht, so wird dadurch der Widerstand, den letztere sonst während ihres Senkens dem Graben bereiten würden, nahezu ganz aufgehoben, und es bleibt so die verfügbare Arbeitsgrösse nahezu ganz für das Heben der Podien, also für das Aufschaukeln des Sandes erhalten. Bei diesem Aufschaukeln spielen natürlich auch die Borsten eine grosse Rolle: die ventralen, hakenförmigen sind so stark, dass mit ihrer Hilfe in eine mit Cement ausgegossene Schale gebrachte Thiere diesen Boden anzukratzen vermochten, und jede der schlankeren dorsalen ist distal mit einem ähnlichen spiralig verlaufenden Bande versehen, wie jene von *Sthenelais*, also insbesondere zum Aufschaukeln des Sandes geeignet.

In Bezug auf den Umdrehreflex verhält sich *Ps.* ganz so wie *Sthenelais*, das heisst, nachdem sie mehrere Mal hintereinander reagirt hat, oder auch gleich nach dem ersten Umdrehen, für den Fall nämlich, dass man sie dabei zu derb angefasst hatte, verhartet sie längere Zeit in der Supination, »sie stellt sich todt«.

Das grösste mir zur Verfügung stehende Exemplar (von 16 cm Länge) wurde zur Decapitation verwandt; nebst dem Kopfe waren die ersten 3 Segmente recidirt worden. Es erfolgte nach der Operation Rüssel-Prolapsus, und gleichzeitig machte das Thier mehrere heftige mastigoide Schwimmbewegungen. Sodann sank es zu Boden und bewegte sich auf Reiz ganz mit demselben Schwimmgange wie vorher. Der Umdrehreflex machte sich unverändert bei ihm geltend. Auf Sand gebracht grub es sich zwar nicht gleich ein, nach einer Stunde aber

fand ich es schon unter dem Sande. So oft ich es von da ab ausgrub, vergrub es sich auch wieder, und zwar ganz in derselben oben geschilderten Weise, wie es intacte Thiere thun. Es spielt eben die Kopffregion beim Eingraben von *Ps.* keine besondere Rolle.

Das unter Circulation versetzte Thier zog seinen Rüssel wieder zurück; aber nach 3 Wochen trat von Neuem Prolapsus ein. Erst nach weiteren 4 Wochen hatte der Stumpf das Aussehen, als ob er vernarben wollte; aber 2 Tage darauf wurde der Rüssel ganz abgestossen, und der Stumpf erschien zugleich putrid. Nach Ablauf weiterer 12 Tage, also 9 Wochen nach der Operation (am Tage, wo ich mein Manuscript abschliesse) hat die Putrefaction ca. 24 Segmente des Vorderleibes erfasst, so dass das Thier bald eingehen wird. Bis zur Zeit, wo der Rüssel abgestossen wurde, war das Versuchsthier äusserst munter und grub sich, aus dem Sande genommen, immer wieder ein. Aber nach dem Rüssel-Verlust und dem Eintritte der Putrescenz des Vorderendes streckte es letzteres meist aus dem Sande hervor.

Schliesslich sei noch einer Eigenschaft unseres Wurmes gedacht, welche er mit *Lepadosthenia* sowie mit der nächst zu betrachtenden *Aphrodite* gemein hat. Alle diese können nämlich ihre Muskulatur in so hohem Maasse contrahiren, dass sie in Folge der damit einhergehenden Volum-Verminderung zusammen geschrumpft erscheinen und sich wie ein harter, unbiegsamer Gegenstand verhalten. Mit solcher Contraction pflegen sie auf gewisse starke Reize zu reagiren, so z. B. wenn man sie ausgräbt oder aus dem Wasser herausnimmt. —

Ich komme nun zur letzten in den Kreis meiner Betrachtungen gezogenen Unterfamilie, nämlich zu den Hermioninen, speciell zu:

#### *Aphrodite aculeata* L.

Obwohl diese viel beschriebene und weit verbreitete Polychäte, nach der die Familie benannt wurde, den Polynoinen nächst verwandt ist, welcher Contrast in Form und Gebahren! Erscheinen diese durchweg schlank und agil, so passt auf jene die Bezeichnung plump und träge. Ist sie doch im Stande, lange Zeit hindurch fast regungslos auf einem und demselben Fleck liegen zu bleiben und selbst auf kräftige Reize hin nur wenig zu reagiren. Aber der geduldige Experimentator wird doch auf nicht wenige Exemplare stossen, welche, sei es gleich von Anfang, sei es nachdem sie zunächst sich widerspenstig gezeigt hatten, durch die im Verhältnisse zu ihrem gedrungenen Leibe lebhafte Locomotion überraschen. Um diese bei unserem Wurm zu studiren, muss man ihm entweder die seitlich die Podien bedeckenden, feinen Haarborsten-Bündel der dorsalen Parapodien abschneiden, oder aber ihn in einem durchsichtigen Gefässe so über sich halten, dass die Fortbewegung von unten her gesehen werden kann; ich habe beide Methoden in Anwendung gebracht.

A. kommt selbst auf ganz glattem Grunde gut vorwärts, wozu wohl nicht wenig die Reibung der breiten, schneckenartigen Bauchfläche beiträgt; rascher aber auf rauhem Grunde. In beiden Fällen lässt sich ohne Weiteres constatiren, dass die Podien-Stellung opponirt ist, dass also die Podien paddeln, und zwar in Gruppen paddeln. Drei solcher Gruppen von je 8—10 Podien können dauernd an den sich fortbewegenden Thieren unterschieden



werden, und diesen 3 opponirten Gruppen entsprechen natürlich eben so viele Bögen, deren Gesammtheit wegen ihrer geringen Zahl und auch wegen der grossen Plumpheit des Thieres eine zwar nur sehr wenig accentuirte, aber doch unverkennbare Wellenlinie markirt. Deutlich kommt aber die Undulation dann zum Vorscheine, wenn sich die Thiere in dem für sie raschesten Tempo bewegen.

Bei den undulatorisch-podial schwimmenden, ja sogar bei den im beschleunigten undulatorisch-podialen Schwimmgange sich fortbewegenden Arten pflegt sich Vorschlag und Rückschlag der die Bögen zusammensetzenden Podien-Gruppen so rasch abzuspielen, dass der Eindruck entsteht, als ob das Schlagen sämtlicher Podien Einer Gruppe oder Eines Bogens gleichzeitig erfolgte. Sollte aber auch dieser Augenschein trügen, was die Chronophotographie zu erweisen hat, so kann doch jedenfalls bei solch rascher Locomotion das Zeit-Intervall im Vor- oder Rückschlage der Podien einer gegebenen Gruppe nur minimal sein. Anders bei verlangsamtem Schwimmgange. Schon bei den meisten der im Vorhergehenden behandelten Arten konnte ich bei solchem Gange constatiren, dass die Podien einer gegebenen Gruppe nicht ganz gleichzeitig, sondern mit merklichem Intervall der Reihe nach hin und her schlagen. Was aber bei diesen, trotz verlangsamtem Schwimmgange noch immer relativ rasch paddelnden Arten nur schwer zu erkennen ist, das lässt sich mit grösster Deutlichkeit bei *A.* feststellen; denn bei ihr verfliesst selbst bei ihrem raschesten Schwimmgange geraume Zeit, bis die Podien jeder Gruppe ihre Phasen, sei es caudad, sei es rostrad, der Reihe nach ausgeführt haben. Gleichwohl kommen, wie ja schon oben hervorgehoben wurde, diese Gruppen (oder Bögen) scharf zum Ausdrucke, wovon man sich auch ohne Weiteres an solchen Exemplaren, welche dem Gefässrande entlang wandern, also im Profil zur Ansicht kommen, überzeugen kann. Man sieht da nämlich häufig eine vordere Gruppe rostrad, eine mittlere caudad und eine hintere wieder rostrad, oder umgekehrt eine vordere caudad, eine mittlere rostrad und eine hintere wieder caudad, also ganz in der für das Paddeln charakteristischen Reihenfolge (vergl. Textfigur 26 oben p. 192) schlagen. Wie freilich diese Gruppen ineinander übergehen, wie sich dabei im Einzelnen insbesondere die intermediären Podien verhalten, das festzustellen, muss selbst bei dieser stark verlangsamten Bewegung der Chronophotographie überlassen bleiben.

*A. aculeata* lebt, wenigstens im Golfe von Neapel, im Schlamm eingegraben. Bringt man gefangene Exemplare auf Schlamm oder Sand, so pflegen sie sich ebenfalls bald danach so weit einzugraben, dass nur das Hinterende, wo das Athemwasser ausgestossen wird, frei bleibt. Dieser Eingrabe-Act wird ausschliesslich durch die Podien bewirkt, welche in auffallender Weise gehoben und gesenkt werden können, also jene Muskeln, welche im 1. Theil p. 79 und 80 als Parapodheber und Parapodsinker beschrieben worden sind, in besonders kräftiger Weise ausgebildet haben müssen. Ein sich zum Eingraben anschickendes Thier senkt zunächst die ventralen Parapodien mit den mächtigen Grabborsten und hebt sie dann, wobei eben diese Borsten den Sand zur Seite schaufeln. Dieser Act wird so oft wiederholt, bis die passende Tiefe erreicht ist. Dabei findet keine merkliche Vorwärts- oder Rückwärts-

Bewegung statt, so dass das Thier an Ort und Stelle versinkt oder sich an Ort und Stelle seine Grube gräbt.

Der Umdrehreflex ist bei *A.* sehr schwach ausgebildet, ich habe Exemplare  $\frac{1}{4}$  bis  $\frac{1}{2}$  Stunde in der Supination verweilen (sich todt stellen) sehen, bevor sie sich wieder umdrehten.

Nach vorgenommener Decapitation (es wurde der Kopf nebst den ersten 3 Segmenten recidirt) fahren die Thiere zunächst fort, sich ganz wie vorher zu bewegen; nur das Ausweichen gegenüber Hindernissen sowie das Umwenden am Rande der Gefässe unterbleibt. Da sie indessen nach der Operation eine grosse Menge ihrer Leibestlüssigkeit verlieren, so nehmen sie immer mehr an Volum ab und werden schliesslich ganz schlaff. Von da ab sistirt auch die Locomotion, wenigstens die normale, ausgiebige; auch vermögen sie sich nicht mehr einzubohren und liegen daher dauernd auf dem Sande. Dagegen geht der Athemact wenig verändert weiter; denn nach wie vor wird am Hinterende intermittirend ein Wasserstrahl ausgestossen. Der normaler Weise schon schwach entwickelte Umdrehreflex macht sich noch viel träger geltend, und nach 3—4 Tagen pflegen die operirten Thiere zu verenden.

Depodiirte Exemplare verlieren ebenfalls grosse Mengen ihrer Cölom-Flüssigkeit und verhalten sich demgemäss zunächst apathisch. Nach einigen Stunden erholen sie sich indessen wieder so weit, dass sie auf Reize durch Körper-Contractionen zu reagiren vermögen. Zu irgend welcher Locomotion sind sie aber nicht mehr befähigt, ebenso wenig zum Einbohren in den Sand. Dieses Verhalten steht im vollständigen Einklange mit der Thatsache, dass die Undulation bei der Ortsbewegung von *A.* in so geringem Grade betheiligt ist.

#### ε. Familie der Hesioniden.

Im Gegensatze zu den beiden vorhergehenden umfasst diese Familie Gattungen von unter sich sehr übereinstimmendem Habitus. Es sind Würmer mit relativ kurzem, gedrungenem Körper, wenigen Segmenten, wohl ausgebildeten Receptoren, grossen Podien und kräftigem Rüssel. Die meisten Arten sind sehr agil und von räuberischer Lebensweise (vergl. EISEN 80, p. 285, Anm.).

##### *Ophiotromus flexuosus* D. Ch.

Diese zusammen mit *Acholoë* in den Ambulacralrinnen von *Asteropecten* und *Luidia* hausende Hesionide ist nebst *Staurocephalus Rudolphii* eines der schönsten Objecte für das Studium des Schwimmganges; denn ganz wie bei letzterer Art erscheint ihre Fortbewegung, wie immer auch der Boden beschaffen sein möge, als eine auf ihm dahin gleitende, und eben deshalb wirkt auch rauher Grund locomotorisch nicht nur nicht fördernd, sondern im Gegentheil hemmend ein.

Bringt man ein in Ruhe befindliches Thier zur Bewegung, so geht es sofort in einen ziemlich raschen Schwimmgang über. Es paddeln Gruppen von ungefähr 6 Podien, so dass an einem ca. 60 Segmente zählenden Exemplare ca. 8—9 wirksame Bögen unter sehr

ausgesprochener Undulation aufeinanderfolgen. Auf der convexen Seite dieser Bögen schlagen die Podien caudad, auf der concaven rostrad; vom Gesichtspunkte des Schwimmganges aus betrachtet, findet also paradoxer Rückschlag statt.

Will ein Thier, sei es spontan, sei es auf einen Reiz hin, zu rascherer Locomotion übergehen, so steigert es die Intensität seiner Undulation unter gleichzeitiger Vergrößerung der Wellen-Amplituden, und die entsprechend verlängerten und an Zahl reducirten Bögen umfassen dann je ca. 12 Podien anstatt 6 wie beim Schwimmgange. Bei solcher Undulation schwimmen dann unsere Würmer überaus rasch, in der Regel ähnlich wie *Nephtys* hart über dem Grunde, zuweilen aber erheben sie sich auch, um ähnlich wie *Heteronereis* tiefere Wasserschichten zu durchheilen. In allen Fällen pflegen sie aber bald wieder auf den Boden zu sinken, um hier entweder zu ruhen oder zu ihrem gewöhnlichen Schwimmgange zurückzukehren.

Sowohl der Schwimmgang, als auch das Schwimmen ist in der Regel rostrad gerichtet; beide können aber auch caudad gerichtet sein, und zwar ohne merkliche Einbusse der Geschwindigkeit.

Auf starken Reiz antwortet *Oph.* ebenso wie die meisten anderen Polychäten mit mastigoiden Schwimmbewegungen. Peristaltik hat entsprechend der geringen Körperlänge und der mangelhaft ausgebildeten Ring-Muskulatur an der Locomotion dieses Wurmes keinen Antheil.

Der Umdrehreflex ist so stark ausgebildet, dass sich die Thiere gegen den Versuch, sie in Supination zu bringen, förmlich wehren. Sehr stark macht sich auch bei ihnen Stereotropismus geltend; sie ruhen nicht, bis sie sich irgendwo eingedrückt haben. Dass diese im Kreise der Polychäten sehr verbreitete Tendenz bei *Oph.* in besonders hohem Maasse sich geltend macht, hängt wahrscheinlich damit zusammen, dass sein natürlicher Aufenthaltsort, nämlich die Ambulacralrinnen der Seesterne, ihn umschliessende Canäle darstellt.

Eben derselben Tendenz ist es wohl auch zuzuschreiben, dass sich *Oph.* auf Sand versetzt mit Hilfe seines Rüssels und der Borsten sehr geschickt einbohrt; aber eine Röhre baut er nicht, bleibt überhaupt nicht andauernd vergraben, sondern kommt zeitweise aus seinem Versteck wieder hervor.

Wie bei den übrigen guten Schwimmern, so werden auch bei *Oph.* die Borsten beim Vorschlag nicht eingezogen; sie schlagen im Gegentheil in prächtiger Fächerstellung hin und her und tragen wohl nicht unerheblich zu der in erster Linie durch die Undulation bewirkten Fortbewegung bei.

Eine eigenthümliche Bewegung der Podien, welche nichts mit der Locomotion zu thun hat, ist mir an unserem Wurm aufgefallen. In der Ruhelage nämlich bewegt er zuweilen der ganzen Segmentreihe entlang gleichzeitig die sämmtlichen Podien heftig und rasch auf- und abwärts, als ob er sie reinigen wollte.

*Oph.* ist ein überaus kampflustiges Thier, und zwar macht sich diese Kampflust, ähnlich wie bei gewissen Syllideen (vergl oben p. 180), ganz besonders zwischen Artgenossen



geltend. Sobald sich zwei Exemplare begegnen, schrecken sie heftig vor einander und machen sich zugleich fertig zum Angriffe, das heisst, sie retrahiren die Kopffregion, um zum Vorscheinen des Rüssels bereit zu sein. Sucht nun nicht einer der Kämpen etwa durch die Flucht dem Kampfe auszuweichen, so fallen beide wüthend übereinander her, indem sie sich durch ihre Rüssel gegenseitig Wunden beizubringen suchen. Obwohl dieser Rüssel bei *Oph.* der Kiefer entbehrt, so können doch damit, dank seinem festen und scharfen Rande und in Folge der Wucht, mit der er hervorgeschneilt wird, tiefe Wunden geschlagen werden. In einem meiner Behälter, wo mehrere Exemplare gefangen gehalten worden waren, fand ich sogar eines Tages ein solches ohne Kopf und ohne Schwanz, eine Verstümmelung, welche höchst wahrscheinlich ebenfalls durch den Rüssel eines im Kampfe überlegenen Artgenossen verursacht worden war.

Nach erfolgter Decapitation erinnert *Oph.* auffallend an *Staurocephalus*. Wie bei letzterem so wird nämlich auch bei ersterem durch diese Operation die Locomotion zunächst in keiner Weise beeinträchtigt. Nach wie vor bewegen sich solche verstümmelte Thiere in ihrem raschen Schwimmgange und steigern diesen auch gelegentlich zu förmlichem Schwimmen, wobei ebensowohl das intacte Schwanzende, wie das recidirte Vorderende vorwärts gerichtet sein kann. Auch der Umdrehreflex fungirt bei ihnen noch äusserst stark, aber in den Sand vermögen sie sich nicht mehr einzugraben.

Auch darin gleicht *Oph.* der Eunicide *Staurocephalus*, dass aus nur wenigen Segmenten bestehende Stücke längere Zeit hindurch fortleben und sich ganz nach dem Modus der intacten Thiere zu bewegen fortfahren.

#### *Hesione sicula* D. Ch.

Diese Hesionide, von der ich in einer früheren Publication (80, p. 255) die so merkwürdigen schwimmbblasen-ähnlichen Darm-Anhänge beschrieben habe, erinnert durch ihren dicken, walzenförmigen Leib und die kleinen weit voneinander abstehenden Podien auffallend an die Raupen gewisser Lepidopteren. Sie lebt zwischen den Wurzeln der Posidonien, wo sie wohl hauptsächlich auflauernd ihre Beute erlegt; denn sie ist ein träges Thier, welches sich nur selten spontan in Bewegung setzt und auch dann niemals in raschem Tempo.

Auf glattem Grunde kommt sie nur in unbeholfener Weise vorwärts. Sie paddelt entweder mit einzelnen Podien-Paaren, oder mit 3—4 Paaren, und in Folge der Plumpheit ihres Körpers erscheint auch die Undulation nichts weniger als flott, so dass die der Wellenlinie zu Grunde liegende Zickzacklinie deutlich zum Ausdruck kommt.

Auf rauhem Grunde dagegen ist *H. s.* etwas rascherer Fortbewegung fähig, und dann verliert auch der eben geschilderte Schwimmgang viel von seiner Plumpheit. Nie steigert sich aber die Undulation derart, dass so wie bei *Ophiodromus* der Schwimmgang in Schwimmen übergeht. Auf sehr starken Reiz kann zwar das Thier unter Ablauf 2—3 grosser Wellen sprungartig den Ort verändern, dieser Schwimm-Sprung ist aber lediglich eine Abwehrbewegung, ähnlich der mastigoiden Schwimmbewegung, zu welcher unser Wurm

in Folge seiner gedrungenen Körperform nicht befähigt ist. Auch in tiefes Wasser versetzt sinkt er ohne jeden Schwimmversuch zu Boden.

Auf Sand bewegt er sich im Schwimmgange, gräbt sich aber nicht ein. Sehr kräftig fungirt der Umdrehreflex; auch erweist sich das Thier als sehr stereotrop.

Die Chätopodien können so weit zurückgezogen werden, dass die Borsten dem Auge entwinden. Sie werden denn auch, wie in den meisten Fällen von podialer Bewegung, beim Vorschlag weit eingezogen und beim Rückschlag wieder ausgestreckt. Dass aber dieses Einziehen und Ausstrecken nicht eine automatisch mit dem Vorschlag und Rückschlag verkettete Action darstellt, geht daraus hervor, dass zuweilen beim Vorschlag einzelner Podien die Borsten nicht zurückgezogen werden.

Nach Decapitation erfolgt, selbst wenn die Operation genau auf Resection des Prostomiums beschränkt bleibt, Prolapsus des gewaltigen, die halbe Körperlänge einnehmenden Rüssels oder Ösophagus sammt den schwimmbblasen-ähnlichen Anhängen, wodurch die normale, rostrad gerichtete Locomotion natürlich behindert wird. Aber das Thier weiss sich zu helfen: es geht nun seinen Schwimmgang mit dem Schwanze voran. Ich war begierig, wie sich bei dieser Umdrehung der Bewegung das Einziehen und Ausstrecken der Borsten verhalten würde, ob nämlich auch dieser Act eine der veränderten Locomotion entsprechende Umdrehung erfahre; denn wäre das nicht der Fall, so müssten ja jetzt, im Gegensatze zum normalen Geschehen, die Borsten beim Rückschlage der Podien eingezogen und beim Vorschlage ausgestreckt werden. Das Gegentheil ist der Fall: die Borsten werden auch jetzt beim Vorschlage eingezogen und beim Rückschlage ausgestreckt; es hat also eine Umdrehung stattgefunden, und die Möglichkeit solcher Umdrehung ist ein noch schlagenderer Beweis dafür, dass eine automatische Verkettung zwischen Vor- oder Rückschlag der Parapodien einer- und Einziehen oder Ausstrecken der Chätopodien andererseits nicht vorhanden ist.

Auch nach der Decapitation fungirt der Umdrehreflex noch stark; bald aber werden die recidirten Thiere schlapp, und 4 Tage nach der Operation fand ich sie todt.

## §. Familie der Syllideen.

In Anbetracht der so nahen Verwandtschaft mit *Ich.* musste das locomotorische Verhalten dieser Familie besonderes Interesse erwecken. Es bieten nun aber ihre meisten Vertreter so geringe Dimensionen dar, dass sie sich zum Studium biologischer Probleme nur wenig eignen. Nur zwei eine ansehnliche Körpergrösse erreichende Arten standen mir hier zur Verfügung, und deren Locomotion soll auch im Nachfolgenden beschrieben werden. Die mit exquisiten Ruderborsten ausgerüsteten, zum Schwimmen befähigten Geschlechtsknospen, welche die eine dieser beiden Arten (*S. spongicola*) zeitweise producirt, waren leider nicht häufig genug, um die für das Verständnis ihrer Locomotion unerlässlichen Thatsachen feststellen zu können.

*Syllis vittata* Gr.

Diese eine Länge von 5 cm erreichende, schlanke Syllidee lebt gemeinsam mit *Staurocephalus Rudolphii* zwischen den *Serpula*- und Ascidien-Colonien geschützter Buchten. Sie hat auch gleich jener Eunicide ein auffallend »ruhiges Temperament«.

In Gefässen mit glattem Grunde ist sie ganz hilflos, unfähig zu jeder ausgiebigen Ortsveränderung. Auf rauhem Grunde dagegen vermag sie sich ziemlich rasch fortzubewegen, und zwar durch Paddeln von 4—5 Podien-Paaren. Entsprechend der Kleinheit ihrer Bögen kömmt auch die Undulation nur in sehr geringem Grade zum Vorschein. Selten ist der ganze Leib gleichzeitig an diesem Schwimmgange betheiligt; in der Regel bewegen sich nur einzelne Strecken undulatorisch-podial, die dazwischen gelegenen aber peristaltisch. Niemals wird die Undulation, sei es hinsichtlich der Länge und Amplitude der Wellen, sei es hinsichtlich der Schwingungs-Intensität gesteigert, und auch in tiefes Wasser versetzt schwimmt unser Wurm nicht.

Auf Sand gräbt er mit Hilfe seiner Parapodien und Dorsalcirren eine Rinne, der er sich fest anschmiegt, wie er auch sonst starken Stereotropismus erkennen lässt. Ganz bohren sich aber intacte Thiere nie ein, und wenn sie mit Sand zugeschüttet werden, so kommen sie stets wieder hervorgekrochen.

Wie alle übrigen Bewegungen, so vollzieht sich bei *S. v.* auch der Umdrehreflex nur sehr träge. Auffallend ist das Verhalten decapitirter Thiere. Sie verhalten sich in der Regel zunächst ganz ruhig; nicht einmal die so verbreitete mastigoide Schwimm- und Abwehrbewegung erfolgt. Erst nach einiger Zeit fangen sie wieder an, sich so wie intacte Exemplare zu bewegen und, wenn auf Sand befindlich, sich eine Rinne zu graben. Einzelne Exemplare aber bohren sich im decapitirten Zustande total in den Sand ein, und zwar derart, dass das Schwanzende beim Bohren vorangerichtet ist. Ich habe ein Exemplar, welchem der Kopf nebst den 4 ersten Segmenten recidirt worden war, und welches sich mit dem Schwanzende voran eingegraben hatte, unter Circulation gesetzt und nach 12 Tagen wieder ausgegraben. Das operirte Vorderende war vollständig vernarbt, aber noch keine Regeneration im Gange. In sein mit Sand bedecktes Gefäss zurückgebracht, grub sich der Wurm sofort wieder mit dem Schwanzende voran ein. Als ich ihn aber nach Verlauf einer weiteren Woche wieder untersuchen wollte, fand ich ihn nicht mehr; er war offenbar durch den Strom des circulirenden Wassers weggeschwemmt worden.

Ich habe ausser der vorhergehenden Art auch *Syllis spongicola* Gr., also jene in Schwämmen und Corallineen hausende Syllidee, von der oben p. 179 die Stilettkämpfe beschrieben wurden, in Bezug auf ihre Locomotion beobachtet, sehe aber von einer besonderen Darstellung ab, weil sich ihr grösstentheils weicher und rundlicher Leib vorwiegend peristaltisch bewegt. Wo aber die Podien nicht passiv mitgeschleift werden, sondern sich activ an der Progressivbewegung betheiligen, wie insbesondere am Vorderleib, da paddeln sie.



#### 4. Familie der Glyceriden.

Die Glyceriden wurden von den Systematikern bald in die Nähe der Phyllodociden, bald in die Nähe der Nephthydiden gestellt. Fasst man allein das Genus, nach dem die Familie benannt wurde, also *Glycera* in's Auge, so erscheint der Contrast *Nephthys* gegenüber als ein unüberbrückbarer: letztere von gedrungenem Körperbau, vierkantigem Leibes-Querschnitt, mit hochentwickelten Podien ausgerüstet und zu den besten Schwimmern gehörig, erstere dagegen schlank, drehrund, mit wenig proeminirenden Podien und von sehr reducirter Locomotion. Aber die kleine Familie umfasst noch ein zweites Genus, nämlich *Goniada*, und diese überaus interessante Polychäte rechtfertigt die Nebeneinanderstellung von Glyceriden und Nephthydiden in hohem Maasse, weil, kurz ausgedrückt, der Vordertheil von *Goniada* sich wie eine *Glycera* und der Hintertheil wie eine *Nephthys* verhält, und zwar nicht nur in Bezug auf die Körperform, sondern, wie aus dem Nachfolgenden sich ergeben wird, auch in Bezug auf die Locomotion.

##### *Glycera siphonostoma* D. Ch.

Dieser 50—60 cm Länge erreichende Wurm ist ein exquisites Sandthier. Sowohl in Gefässen mit glattem, als auch in solchen mit rauhem Boden geberdet er sich äusserst unbeholfen, rollt sich spiralig oder schneckenförmig auf<sup>\*)</sup> und wirft häufig seinen Rüssel aus. Nur selten macht er einen Anlauf zu regulärer Locomotion, wobei die vordersten Podien paddeln und der Hinterleib peristaltisch nachgezogen und vorgeschoben wird. Entsprechend dem dicken, walzenförmigen Leibe und der geringen Ausbildung der Podien kommt dabei die Undulation nur sehr schwach zum Ausdruck.

Die einzige lebhafteste Ortsveränderung (abgesehen vom Einbohren im Sande), deren *Gl.* fähig zu sein scheint, ist die zuweilen spontan, stets aber auf starken Reiz erfolgende mastigoide Schwimmbewegung. In Gefässen mit hohem Wasserstande sinken aber die Thiere regungslos zu Boden. Der Umdrehreflex ist sehr schwach ausgebildet.

Auf Sand gebracht bohrt sich *Gl.* mit überraschender Schnelligkeit ein. Motor ist dabei allein der gewaltige, durch den Druck der Hämolymphe hervorgeschleuderte Rüssel, wobei der Leib lediglich nachgezogen wird. Zwei bis drei Rüsselstösse genügen meist mittelgrossen Thieren, um sich dem Auge des Beobachters zu entziehen. Wie rasch sich nun aber auch dieser Einbohr-Act abspielen mag, so ist doch der Eintritt seiner Initialbewegung an

---

\*) Der von CARUS (85, p. 224) seiner Species-Diagnose von *Glycera siphonostoma* einverleibte Satz: „Vermis numquam spiraliter contractus“ ist daher unzutreffend. Zutreffend wäre, dass sich diese Species nicht so häufig und nicht mit so zahlreichen Windungen aufrollt wie z. B. *Glycera convoluta* Kfstn. CARUS wurde zu seiner Angabe wohl durch CLAPARÈDE verleitet, der (68, p. 187) irrthümlich als eines der Unterscheidungs-Merkmale zwischen *Glycera siphonostoma* und *Glycera convoluta* angab, dass erstere sich niemals spiralig aufrolle.

Eine Bedingung geknüpft: es muss nämlich der Kopflappen oder das Prostomium zuvor den Sand berührt haben. Dann erst erfolgt, aber dann auch momentan, wie reflectorisch das Auswerfen des Rüssels. Dieses Prostomium, ein dünner, geringelter, conisch zulaufender Fortsatz mit 4 winzigen Antennen an seiner Spitze, ist ein so eigenthümliches Gebilde, dass es schon vor jener Beobachtung öfters meine Aufmerksamkeit auf sich gezogen hatte, und bei solcher Gelegenheit hatte ich auch gefunden, dass nach Berührung einer gewissen Stelle desselben der Rüssel vorgeworfen wird. Dieses Verhalten sprach nun ebenfalls zu Gunsten einer reflectorischen Rolle des Kopflappens beim Grabgeschäfte. Ich war daher begierig, das Verhalten decapitirter Thiere kennen zu lernen.

Die durch den speciellen Fall der Operation gestellte Aufgabe ist eine recht schwierige. Denn einerseits soll der Kopflappen total entfernt, andererseits soll der Rüssel nicht verletzt und überdies das Ausfliessen von Hämolymphe, welche ja die vornehmste Kraftquelle für das Vordrängen des Rüssels bildet, nach Möglichkeit vermieden werden.

Ich begann damit einem Exemplare den grössten Theil des Kopflappens, so dass nur dessen Basis erhalten blieb, zu recidiren. Diese Operation verlief unblutig. Das operirte Thier machte vor Allem, wie nach jedem starken Reiz mastigoide Schwimmbewegungen, weiter rollte es sich helicoidal auf und schnellte auch mehrmals, jedoch mit verminderter Kraft, den Rüssel vor. Auf Sand gebracht, wälzte es sich zunächst hin und her und warf sodann ebenfalls den Rüssel aus, jedoch so, dass die Stösse nicht in den Sand, sondern unregelmässig nach den verschiedensten Richtungen hin, meist in das Wasser geführt wurden. Erst nach Verlauf von 5 Minuten trafen die Stösse in solcher Richtung und Kraft den Sand, dass Einbohren erfolgte. Dieses Thier lebte fast einen Monat hindurch eingegraben, fing aber dann an schlaff zu werden und sich auf dem Sande aufzuhalten, wo es nach wenigen Tagen verendete.

Einem anderen Exemplare wurde der Kopflappen nebst den ersten 6 überaus enge an einander gedrängt stehenden Segmenten recidirt. Hierbei wurde nicht nur der Rüssel (im Bereiche seiner Scheide), sondern auch das Cölom angeschnitten, und es erfolgte demgemäss Ausfluss von Hämolymphe und Prolapsus des Rüssels. Das Thier war ausser Stande sich einzubohren, lebte aber munter 8 Tage auf dem Sande; sodann fing es an schlaff zu werden, und nach Verlauf von weiteren 8 Tagen fand ich es todt.

Dem dritten Exemplare endlich recidirte ich im anästhetischen Zustande den ganzen Kopflappen: nur das 1. Segment wurde auf der einen Seite mit angeschnitten. Aber auch diese in Bezug auf das anzustellende Experiment als gelungen zu bezeichnende Operation ist schon ein zu tiefer Eingriff, denn der Austritt von etwas Hämolymphe und der Prolapsus des Rüssels bewies, dass sowohl das Cölom als auch die Rüsselscheide mit angeschnitten worden waren. Auch dieses Exemplar, welches, nachdem es sich von der Betäubung erholt hatte, lebhaft mastigoide Schwimmbewegungen ausführte, war unfähig sich in den Sand einzubohren. Es lebte noch 5 Tage, erlitt dann aber von Neuem Prolapsus des Rüssels (der nach der Operation erfolgte Prolapsus war bei diesem wie bei den beiden anderen operirten Thieren

zurückgegangen) und auch Prolapsus des Darmes und war am nächsten Tage todt. Zu diesem rascheren Verenden hat wohl das Anästhesiren viel beigetragen.

Aus diesen Experimenten lässt sich nur Ein bündiger Schluss ziehen, nämlich der, dass jedenfalls nicht das Vorhandensein eines ganzen Kopflappens zum Eingraben nothwendig ist; die Entscheidung der Hauptfrage aber, das heisst, ob die Anwesenheit des Kopflappens überhaupt zum Einbohren nothwendig ist, wird dadurch experimentell unmöglich gemacht, dass dieser Körpertheil nicht, ohne für den Einbohract unerlässliche Organe zu verletzen, ganz entfernt werden kann. Vielleicht werden künftige speciell darauf gerichtete anatomische Untersuchungen weitere Aufklärung schaffen, und eben um zu solchen den Anstoss zu geben, habe ich diese Experimente hier mitgetheilt.

*Goniada emerita* Aud. & Edw.

Auch diese im hiesigen Golfe seltene Glyceride kann eine Länge von 40—50 cm erreichen; die beiden Exemplare, welche ich im Laufe meiner Untersuchungen zu Gesicht bekam, waren aber nur ca. 15 cm lang. Während die Arten der vorhergehenden Gattung ausschliesslich im Sand eingegraben vorkommen, wird *Gon.* sowohl im Sande, als auch zwischen Posidonien-Wurzeln angetroffen, was ihrer grösseren Beweglichkeit entspricht.

Durch den Anblick einer lebenden *Gon.* wird man, worauf schon EHLERS in seinem auch in Bezug auf das Biologische eine so reiche Fundgrube darstellenden Werke über die Borstenwürmer hingewiesen hat (64, p. 705), lebhaft an den Habitus einer epitoken *Nereis* oder einer *Syllis* mit anhängender Geschlechtsknospe erinnert. Denn während der etwa  $\frac{1}{3}$  der Gesamtlänge einnehmende Vorderleib drehrund ist und nur kleine, weit voneinander abstehende, einästige Parapodien ähnlich einer *Glycera* trägt, ist der längere Hinterleib mehr vierkantig, und seine viel grösseren Podien sind rostro-caudad comprimirt, enge aufeinander gerückt und überdies mit weit gespreizten Borstenfächern besetzt, ähnlich jenen einer *Nephtys*. Und dieser Gegensatz der Körperform macht sich, wie schon erwähnt wurde, in nicht minder hohem Maasse auch in der Locomotion geltend.

In ein Versuchsbecken gebracht, rollt sich *Gon.* zunächst längere Zeit hindurch ebenso wie *Glycera convoluta* äusserst zierlich in etwa 8—10 enge aneinander liegenden Windungen schneckenförmig auf oder macht mastigoide Schwimmbewegungen. Beruhigt auf den Grund und zwar auf glatten Grund gelangt, beginnt der Hintertheil unseres Wurmes, sei es spontan, sei es auf Reiz, mit grossen Bögen zu unduliren, und zwar so intensiv, dass eine Schwimmbewegung resultirt, welche der von *Nephtys* nicht viel nachsteht; dabei erhebt sich nur *Gon.* erheblich mehr vom Boden. Auch die Länge der solche Undulation bewirkenden Bögen, resp. die Zahl der participirenden Podien ist ähnlich der von *Nephtys*; dagegen ist die Spannung der Bögen oder die Amplitude der Wellen bedeutend geringer als bei letzterer. Leicht lässt sich endlich auch bei *Gon.* constatiren, dass auf der convexen Seite der Bögen die Podien nach hinten und auf der concaven nach vorne schlagen.

Während solch undulirend-podialer Schwimmbewegung des Hintertheils verhält sich



nun der Vordertheil des Thieres durchaus passiv; er wird ganz so wie der nicht metamorphosirte Vorderleib einer *Heteronereis* vom schwimmenden Hinterleibe mitbewegt, und darum erscheint auch das Schwimmen von *Gon.* »humpelnd« von bei *Heteronereis* (vergl. oben p. 210).

Auf rauhem Grunde kann, so lange als der Hintertheil nicht förmlich schwimmt, auch der Vordertheil an der Fortbewegung sich betheiligen, und zwar derart, dass 1—3 Podienpaare paddeln. Diesem seinem Schwimmgange folgt dann in der Regel auch der Hintertheil, indem an ihm ungefähr Gruppen von 6 Podien-Paaren paddeln, und sich zugleich eine dementsprechend schwache Undulation geltend macht. Meist wird aber diese Undulation bald bis zur Schwimmbewegung gesteigert und so dem Schwimmgange ein Ende gemacht. Während des Schwimmganges auf rauhem Grunde können auch einzelne Strecken, insbesondere des Vorderleibes peristaltisch bewegt werden.

Obwohl sich *Gon.* beim Schwimmen etwas mehr vom Boden erhebt als *Nephthys*, so durchschwimmt doch auch sie nie tiefere Wasserschichten, sinkt dagegen in einem Bassin mit hohem Wasserstande regungslos zu Boden.

Der Umdrehreflex ist schwach ausgebildet, und es schwimmt daher *Gon.* ähnlich wie *Nephthys* ebenso gut in der Supination wie in der Pronation.

Auf Sand gebracht bohrt sich unser Wurm ganz so wie *Glycera* mit Hilfe seines ähnlich gestalteten und ein ähnlich mächtiges Graborgan darstellenden Rüssels sofort ein und hierbei verhält sich nun der Hinterleib seinerseits ebenso passiv, wie es der Vorderleib beim Schwimmen that. Während des Eingrabens scheidet das Thier ein Secret ab; denn als ich es wieder ausgrub, war es stellenweise von einer Sandschicht umhüllt; zum Bau einer förmlichen Röhre kommt es aber nicht.

Im Vordertheil können die Borsten schwach, im Hintertheil gar nicht eingezogen werden.

Nach Decapitation (ich recidirte den Kopflappen nebst den 7 ersten Segmenten) tritt bei diesen ebenso wie *Glycera* der Blutgefäße entbehrenden Thieren ein ziemlich bedeutender Verlust an Hämolymphe ein, und es erfolgt überdies Prolapsus des angeschnittenen Rüssels. Trotzdem erfährt die Beweglichkeit so operirter Exemplare eine bedeutende Steigerung. Nach einigen heftigen mastigoiden Schwimmbewegungen erfolgt nämlich längere Zeit hindurch undulatorisch-podiales Schwimmen, wobei so wie im intacten Zustande der Vorderleib vom allein activen Hinterleib mitbewegt wird. Nachdem sich aber das Thier beruhigt hat, erfolgt auch wieder Fortbewegung durch Schwimmgang und Peristaltik. Der Umdrehreflex fungirt nach wie vor schwach.

Es können demnach decapitirte Exemplare sich ganz in denselben Modis zu bewegen fortfahren wie intacte. Einbohren dagegen können sie sich nicht mehr, weil das hierzu unerlässliche Instrument, der Rüssel, verletzt ist.

Das operirte Exemplar hat bis heute, wo ich dieses Manuscript abschliesse, gerade einen Monat auf dem Sande gelebt und ist noch eben so lebensfrisch wie am Tage der Operation. Der Stumpf ist vernarbt; aber von Regeneration ist noch keine Spur zu sehen.

Angesichts des schon beim intacten Thiere zum Ausdruck kommenden Gegensatzes

im Verhalten von Vorder- und Hinterkörper lag natürlich die Frage nahe, wie sich die beiden Körpertheile nach künstlich herbeigeführter Trennung verhalten würden. Und zu diesem Behufe durchschnitt ich eines meiner beiden Exemplare genau auf der Grenzlinie der beiden Regionen. Dank der kräftigen Contraction der Wundränder verlief die Operation fast unblutig.

Fassen wir zunächst das Verhalten des Hintertheils in's Auge. Nach der Durchschneidung machte es erst einige mastigoide Schwimmbewegungen; dann aber ging es zur undulatorisch-podialen Schwimmbewegung über, welche in Bezug auf die Länge und Amplitude der Wellen sowie in Bezug auf das Verhalten der Podien zwar ganz so wie beim intacten Thiere vor sich ging, aber insofern doch flotter erschien, als das Mitbewegen eines sich passiv verhaltenden Vorderleibes nun weggefallen war. Während das intacte Thier spontan nur kurz andauernde Schwimmtouren zu machen pflegte, schwamm der recidirte Hintertheil 20 Minuten hindurch anhaltend in seinem raschesten Tempo. Man hatte den Eindruck, als ob dieser Theil von einer Hemmung befreit wäre. Und auch nachdem er die Bewegung eingestellt hatte, genügte ein schwacher Reiz, um ihn sofort wieder für längere Zeit zum Schwimmen zu bringen. Das Schwimmen erfolgt nach wie vor gleicherweise in der Supination wie in der Pronation und ist stets rostrad gerichtet; stösst aber der Hintertheil mit seinem rostralen Ende, dem Stumpfe, auf ein Hindernis, so erfolgt erst dann wieder Fortbewegung, nachdem durch Drehen des Stumpfes dem Hindernisse ausgewichen worden. In tiefes Wasser versetzt schwimmt der Hintertheil eben so wenig wie das intacte Thier, und auf Sand gebracht, gräbt er sich niemals ein; dazu ist eben nur der Vordertheil befähigt.

Der Vordertheil rollte sich nach der Durchschneidung zunächst helicoidal auf, so wie es auch das intacte Thier thut; dann machte er mit seinem Kopflappen tastende Bewegungen; aber zu einer irgendwie stetigen und gerichteten Locomotion war er unfähig; das besorgt ja sonst der Hintertheil. So blieb denn während der 20 Minuten hindurch anhaltenden Schwimmtouren des Hintertheils der Vordertheil hilflos im Bereiche der Stelle liegen, wo ich ihn hingebraucht hatte. Nachdem er aber in einen Behälter mit Sand versetzt worden war, begann er auch mobil zu werden, das heisst, sich sofort mit Hilfe seines Rüssels einzugraben, die einzige Locomotion, zu der er befähigt ist.

Ich habe die beiden Thier-Hälften in ein Gefäss mit Sand unter Circulation gebracht, und da leben sie nun bereits seit 5 Wochen; der Hintertheil im Sande eingegraben, der Vordertheil auf dem Sande liegend oder schwimmend. Die Stümpfe sind vernarbt; aber von Regeneration ist noch keine Spur zu sehen. Heute, wo ich mein Manuscript abschliesse, sind beide Theile des Wurmes noch ebenso lebensfrisch wie nach der vor 5 Wochen stattgehabten Operation.

An Gegensätzen zwischen vorderem und hinterem Leibesabschnitt, und zwar an solchen, welche zugleich locomotorisch zum Ausdruck kommen, fehlt es auch sonst bei Polychäten nicht; wurde ja schon oben der mit Geschlechtsknospen behafteten Syllideen sowie der epitoken Nereiden gedacht. Aber in diesen Fällen handelt es sich um vorübergehende, im Dienste der

Geschlechtsthätigkeit zur Ausbildung gelangende Lebensphasen, wogegen bei *Gon.* ein dauernder, von der Sexualität wie es scheint durchaus unabhängiger Leibes-Contrast vorliegt, ein Contrast, der sich physiologisch kurz als Arbeitstheilung charakterisiren lässt. Der vordere, *Glycera* ähnliche Theil steht nämlich im Dienste des Eingrabens und der Fortbewegung im Sande, der hintere, *Nephtys* ähnliche hingegen im Dienste der Schwimmbewegung für den Fall, dass das Thier ausserhalb dem Sande auf Beute ausgeht. Auf Grund dieser Arbeitstheilung lässt sich auch einsehen, wie schwimmende Anneliden dazu kamen, sich in im Sande eingegraben lebende umzuwandeln. Es werden nämlich in dem Maasse als letztere Lebensweise die Oberhand gewann, auch immer grössere Strecken des Hintertheils die Configuration des Vordertheils angenommen haben, bis schliesslich so exquisite Sandthiere wie *Glycera* resultirten. Und hieraus folgt eo ipso, dass nicht die vereinfachte, dauernd im Sande versteckt lebende *Glycera*, sondern die complicirter gebaute und zeitweise wenigstens noch umher schwimmende *Goniada* als die ursprünglichere Gattung zu betrachten ist.

Es wird einst, nachdem unsere Kenntnisse genügend fortgeschritten sein werden, eine anziehende Aufgabe bilden, das Spiel der Reflex-Combinationen aufzudecken, welches es ermöglicht, dass einerseits zwei so verschiedene Theile desselben Thieres, so lange als sie vereinigt sind, harmonisch zusammenzuwirken vermögen, und andererseits, nachdem sie getrennt wurden, jeder Theil fortfahren kann, für sich allein das zu thun, was er vorher mit Rücksicht auf den mit ihm verbundenen Theil zu thun gezwungen war.

### 9. Familie der Phyllodociden.

Die Locomotionsweise der dieser Familie zugehörigen Arten ist insofern von besonderem Interesse, als die jetzt einzig wahrhaft pelagisch lebenden Polychäten, nämlich die Alciopiden (und Lopadorhynchiden), mit ihnen am nächsten verwandt sind.

#### *Eulalia viridis* Sav.

Die im Bereiche der Küste, meist zwischen *Balanus*-Colonien versteckt lebende, in hohem Grade stereotrope, 4—5 cm lange *E. v.* rollt sich gerne spiralig auf. Auf glattem Grunde bewegt sie sich unbeholfen, sehr flott dagegen auf rauhem Grunde. Sie paddelt sehr deutlich, und zwar mit Gruppen von 5—6 Podien-Paaren, wobei die Borsten beim Vorschlage ungefähr bis zur Hälfte ihrer Länge eingezogen werden. Dementsprechend sind auch die undulatorischen Bögen nur kurz und von geringer Amplitude. Aber dadurch, dass unser Wurm über 100 Segmente zählt, also ca. 20 Bögen aufeinanderfolgen, kommt doch die Wellenlinie des Schwimmganges sehr deutlich zum Vorscheine. Niemals geht bei ihm dieser Schwimmgang in förmliches Schwimmen über, und auch in tiefes Wasser versetzt sinkt er ohne jeden Schwimmversuch zu Boden. In der Regel bethätigt sich nur die vordere Körperregion in reinem Schwimmgange, wogegen bei der Fortbewegung der hinteren Peristaltik



mitwirkt. *E. v.* kann sich eben so rasch mit dem Schwanze wie mit dem Kopfe voran bewegen; sie thut das besonders dann, wenn der Kopf auf ein Hinderniss stösst. In diesem Falle zuckt in der Regel das Thier heftig zusammen, und diese wohl zweifellos eine Fluchtbewegung darstellende Contraction kann sich auf einen kleineren oder grösseren Theil des Gesamtkörpers ausdehnen. Es ist wohl kein blosser Zufall, dass die bei den meisten von mir untersuchten Polychäten beobachtete und als Flucht- oder Abwehr-Bewegung gedeutete peitschenförmige Schwimmbewegung (mastigoide Locomotion) unserem Wurm durchaus abgeht, um so weniger, als auch, wie wir gleich sehen werden, bei den nahe verwandten Alciopiden das Vorhandensein dieser Zuckbewegung mit dem Ausfalle der mastigoiden zusammentrifft.

Auf Sand versetzt drängt sich das Thier seinem stark ausgeprägten Stereotropismus gemäss sofort fest dem Grunde an und schaufelt sich mit den Podien eine Rille aus. Zugleich secernirt es reichlich Spinnstoff und umgibt sich mit einer unvollkommenen Sandröhre. Hierbei werden Sandkörner durch die Parapodien und Cirren mannigfach fortbewegt; auch Undulation des Stammes trägt zu solcher Fortbewegung bei. In dieser durch die Podien ausgeschaukelten Rille, welche zuweilen nachträglich noch etwas vertieft wird, bleiben nun entweder die Thiere längere Zeit von ihrer unvollkommenen Röhre umgeben liegen, oder aber sie bohren sich nach kurzer Zeit unter Verlassen dieser Röhre ganz in den Sand ein. Bei diesem zweiten Einbohr-Acte ist es aber lediglich der Vorderleib, welcher durch kräftiges Paddeln in die Tiefe dringt und den Hinterleib nachzieht.

Der Umdrehreflex ist bei *E. v.* nur schwach ausgebildet.

Nach Decapitation (ich habe einem Exemplare den Kopf + 6, dem zweiten den Kopf + 12 und dem dritten den Kopf + 20 Segmente recidirt) wiesen die Thiere heftige Choc-Wirkung auf. Sie blieben 5–10 Minuten regungslos eingerollt liegen und erlitten Rüssel-Prolapsus, welcher aber bald wieder zurückging. Nach Aufhören der Choc-Wirkung fingen sie wieder an podial-undulatorische Bewegungen zu machen, zunächst zwar unregelmässig, später aber erfolgte auch regelmässiger Schwimgang. Auf Sand gebracht, benahmen sie sich ganz wie intacte Thiere, das heisst sie schaufelten sich eine Rille aus und umgaben sich mit einer unvollkommenen Röhre. Nach einiger Zeit bohrten sie sich auch ganz ein. Dieser Act erfolgte nun aber nicht wie bei den intacten Thieren durch paddelnde Progressivbewegung des (nun verstümmelten) Vorderleibes, sondern indem die Podien mit dem Aufschaukeln des Sandes fortfuhren. Der schon bei den intacten Thieren schwache Umdrehreflex sinkt bei decapitirten zu »sehr schwach« herab.

Nachdem die 3 operirten Exemplare unter Circulation gesetzt worden waren, fand ich ihre Stümpfe schon nach 6 Tagen vollständig vernarbt. Wurden sie nach beendeter Untersuchung auf Sand zurückversetzt, so gruben sie sich in der oben beschriebenen Weise wieder ein. Am Tage, wo ich dies niederschreibe 10 Tage nach der Operation), waren noch keine Anzeichen von Regeneration zu sehen.

*Phyllodoce Paretti* Blainv.

Von dieser schönen, im Bereiche der Küste zwischen den Wurzeln von Posidonien lebenden Phyllodocide erhielt ich, nachdem Monate hindurch vergebens danach gefischt worden war, gerade vor Abschluss meines Manuscripts drei durchaus intacte Exemplare. Alle waren von ca. 25 cm Länge, 5 mm grösster Breite und hatten nahezu an 200 Segmente.

Hinsichtlich der Locomotion herrscht fast vollständige Übereinstimmung mit *Eulalia*. Auch *P. P.* bewegt sich durch Paddeln von 5—6 Podien-Paaren unter zwar schwacher aber in Folge der bedeutenden Länge des Körpers sehr deutlich und zierlich sich manifestirender Undulation, und auch bei ihr geht der Schwimmgang niemals in Schwimmen über. In tiefes Wasser versetzt sinkt sie ebenfalls regungslos zu Boden. Die Peristaltik ist bei ihr in noch viel höherem Grade als bei *Eulalia* an der Locomotion betheiligte; kann sich doch ein 25 cm langes Exemplar bis auf 10 cm contrahiren.

Auf Sand versetzt drängt sich zwar unser Wurm bis zur Entstehung einer tiefen Rille ein, zum förmlichen Einbohren kommt es aber nicht.

*P. P.* kann sich sowohl mit dem Kopfe, als auch mit dem Schwanze voran bewegen. Stösst sie mit dem Kopfe auf ein Hinderniss, so erfolgen ähnliche zuckende Contractionen grösserer Körperstrecken wie bei *Eulalia* und den Alciopiden; auch rollt sie sich ähnlich wie diese spiralig ein und entbehrt wie diese der mastigoiden Abwehrbewegung. Der Umdrehreflex ist stark ausgebildet, und die Borsten werden beim Vorschlage ebenfalls stark zurückgezogen.

In einem Punkte weicht *P. P.* von *Eulalia* (und den Alciopiden) auffallend ab: die Decapitation hat nämlich bei ihr keinerlei Choc-Wirkung zur Folge. Ein Thier, welchem ich den Kopf nebst 5 Segmenten recidirt habe, bewegte sich durchaus wie vorher, nur mit dem Unterschiede, dass häufiger als sonst das Hinterende voraus gerichtet wurde. Der Umdrehreflex fährt bei decapitirten Exemplaren ebenfalls fort unverändert stark zu fungiren.

## 1. Familie der Alciopiden.

Wenn man von einigen die Hochsee bewohnenden Lopadorhynchiden, von *Tomopteris* und von den in ihrer sogenannten heteronereiden Phase ebenfalls die Hochsee aufsuchenden Nereiden absieht, so stellen die in dieser Familie vereinigten Arten die einzigen exquisit pelagischen Anneliden dar, und mit vielen ähnlich pelagischen Vertretern aus anderen Thierkreisen haben sie auch die glasartige Durchsichtigkeit des Leibes gemein. Nahezu übereinstimmend werden die Alciopiden von den Systematikern als nächste Verwandte der Phyllodociden betrachtet. Diese Verwandtschaft beruht auf dem übereinstimmenden Bau des Darmkanals, besonders aber auf der in beiden Familien herrschenden Blattform der Cirren. Aus dem Nachfolgenden wird sich ergeben, dass diese Verwandtschaft auch in wesentlichen Zügen der beiderseitigen Locomotion zum Ausdruck kommt.

In Anbetracht ihrer so exquisit pelagischen Lebensweise könnte man annehmen, dass speciell bei den Alciopiden auch die exquisitesten Schwimmer zu finden sein müssten; aber diese Annahme wird durch die Erfahrung widerlegt. Die Alciopiden sind sowohl im Vergleiche mit den nur zeitweise schwimmenden Polychäten wie *Nephtys*, *Ophiodromus* und *Staurocephalus*, wo hauptsächlich durch die Intensität der Undulation die flotte und rasche Fortbewegung erzielt wird, als auch im Vergleiche mit den heteronereiden Phasen von *Nereis*, wo das so überaus schnelle Schwimmen mehr auf der podialen Locomotions-Componente beruht, relativ träge und zum Theil auch plumpe Schwimmer. Dies beruht aber erstens darauf, dass die meisten Alciopiden einen dicken, walzenförmigen Leib haben, und zweitens darauf, dass bei ihnen keine der beiderlei Locomotions-Componenten zu ähnlich vollkommener Leistung gesteigert worden ist wie wenigstens je eine bei den vorgenannten Schwimmern aus anderen Familien. Die Undulation der Alciopiden wird nämlich ganz ähnlich der der Phyllodociden durch kurze aus wenig Segmenten bestehende Bögen bewirkt, und demgemäss sind auch die Wellen von geringer Amplitude und auch von geringer Schwingungs-Intensität. Und was die Podien betrifft, so haben diese nicht etwa den scharfen Bau wie z. B. die von *Nephtys*, oder die Ausrüstung mit einer grossen Zahl vollkommener Ruderborsten wie bei der heteronereiden Form von *Nereis*, sondern es sind kleine, einästige rundliche Stummel, und die Borsten sind zusammengesetzt. Hauptsächlich die blattförmigen Cirren sind es, durch welche die immerhin grosse Ruder-Wirkung erzielt wird. Und nun will ich zur Beschreibung derjenigen von mir bei einigen Vertretern der Familie gemachten Beobachtungen übergehen, auf welchen die vorangehenden allgemeinen Bemerkungen über Alciopiden-Locomotion beruhen.

*Asterope candida* D. Ch.

Diese bei einer grössten Breite von 2—3 mm bis 16 cm Länge erreichende Art gehört zu den schlanksten und beweglichsten Alciopiden. Das von mir beobachtete Exemplar war ca. 10 cm lang und aus ca. 100 Segmenten zusammengesetzt. Bei der ziemlich raschen Schwimmbewegung kommt die Undulation deutlich zum Vorscheine. Aber die Wellenlinie setzt sich ähnlich wie beim Schwimmgange der Phyllodociden aus nur kleinen und daher zahlreichen Bögen (beim beobachteten Exemplare aus ca. 12) zusammen. Dementsprechend sind die Wellen von geringer Länge und Amplitude, und auch die Intensität ihrer Schwingungen ist gering. An der relativ raschen Fortbewegung muss daher der podiale Component erheblich betheiligt sein. Es kommen etwa 8 Podien-Paare auf jeden Bogen, deren blattförmige Cirren und nicht retrahirbare Borstenfächer eine beträchtliche Ruderwirkung ausüben. Es ist leicht sich davon zu überzeugen, dass die Podien opponirt stehen (paddeln) und dass sie auf der convexen Seite der Bögen caudad, auf der concaven dagegen rostrad schlagen. In der Regel geht die Locomotion vom Schwanzende aus, sie kann aber auch vom Kopfende oder von irgend einem anderen Punkte des Körpers ausgehen. Die Thiere schwimmen gleich gut rückwärts wie vorwärts; in ersterer Richtung meist dann, wenn



sie mit dem Vorderende auf ein Hinderniss stossen. In diesem Falle zucken sie auch ganz so, wie das im Vorhergehenden von der Phyllodocide *Eulalia* beschrieben wurde, heftig zusammen, wobei zuweilen der Körper um  $\frac{1}{3}$  seiner Gesamtlänge verkürzt wird; ich habe bereits an erwähnter Stelle gesagt, dass ich diese Contraction des Stammes für eine Flucht- oder Abwehr-Bewegung halte. Weiter hat unser Wurm mit der Phyllodocide gemein, dass er sich häufig spiralig einrollt, und dass ihm die mastigoide Schwimmbewegung abgeht. Endlich herrscht auch im beiderseitigen Verhalten decapitirter Exemplare Übereinstimmung; denn ganz wie es oben von *Eulalia* beschrieben worden ist, so untersteht auch die Alciopide nach dieser Operation einer heftigen Choc-Wirkung. Längere Zeit hindurch lag das operirte, mit Rüssel-Prolapsus behaftete Thier eingerollt ohne sich zu regen. Reize wurden währenddem zwar durch locale undulatorisch-podiale Bewegungen beantwortet; aber spontane, normale Progressivbewegung erfolgte erst wieder nach ca.  $\frac{1}{2}$  Stunde. Es läge nahe, den Eintritt dieser schweren Störung mit dem plötzlichen Ausfalle der so hoch entwickelten Sehorgane der Alciopiden in Zusammenhang zu bringen, wenn nicht die Thatsache, dass bei ihren einer ganz ähnlichen Choc-Wirkung unterliegenden Verwandten, den Phyllodociden, diese Organe keine so hervorragende Ausbildung aufweisen, zur Vorsicht mahnte. Nachdem sich die decapitirten Exemplare erholt haben, schwimmen sie genau in derselben undulatorisch-podialen Weise wie die intacten sowohl vorwärts als auch rückwärts. Auch die zuckenden Contraktionen des Stammes dauern fort, woraus hervorgeht, dass ihr Ablauf unabhängig vom Gehirne erfolgt. Das operirte Exemplar war noch nach 24 Stunden äusserst munter und bewegte sich auch (abgesehen von der durch den starken Rüssel-Prolapsus gesetzten Störung) ganz normal. Nach Verlauf weiterer 12 Stunden war es aber schlapp geworden und ging bald darauf ein. Schliesslich sei noch hervorgehoben, dass der schon beim normalen Thiere schwache Umdrehreflex nach Decapitation zu »sehr schwach« herabsinkt.

#### *Vanadis formosa* Clpde.

*V. f.* ist wohl die grösste bisher bekannt gewordene Alciopide, denn sie erreicht eine Länge von 30 cm und eine Breite von 5 mm. Das Exemplar, an welchem ich meine Beobachtungen anstellte, war ca. 25 cm lang und äusserst lebensfrisch. Was zunächst an diesem prächtig-durchsichtigen Wesen als Contrast auffällt, das ist der dicke, walzenförmige Leib, dessen Configuration durch die relativ kleinen Podien nur wenig modificirt wird. Auch bei ihm kommt zwar die Undulation deutlich zum Vorschein, aber ebenfalls nur in kurzen ca. 5 Podien-Paare umfassenden Bögen. Da sich nun zur Kürze der Bögen hier die Dicke des Leibes hinzugesellt, so sind die Amplituden und Intensitäten der schwingenden Wellen noch kleiner als bei der vorhergehenden Art. Und da ferner dieses Minus an undulatorischer Locomotion nicht etwa durch irgend welche Steigerung der podialen compensirt wird, so stellt sich die Schwimmbewegung von *V. f.* erheblich langsamer und auch plumper als die von *A. c.* dar.

In Folge des Umstandes, dass bei *V. f.* die Podien weit auseinander gerückt stehen und sich scharf rechtwinklig vom Körper abheben, ist dieser Wurm eines der schönsten Objecte, um sich von der opponirten Stellung jener zu überzeugen. Fasst man die Podien eines gegebenen Paares in's Auge, so sieht man ohne Weiteres, wie sie alternirend vor- und rückwärts schlagen, und fasst man die Podien-Paare eines Bogens in's Auge, so lässt sich auch unschwer erkennen, dass sämmtliche Podien der einen Seite nahezu gleichzeitig rostrad und sämmtliche Podien der anderen Seite nahezu gleichzeitig caudad schlagen, dass sie also in Gruppen paddeln. Endlich ist auch noch leicht zu constatiren, wie der Rückschlag der Podien auf der convexen und ihr Vorschlag auf der concaven Seite der Bögen erfolgt.

Wie bei *A. c.* so kann auch bei *V. f.* die Bewegung von jedem Punkte des (ruhenden) Körpers ihren Ausgang nehmen, und weiter ist beiden gemeinsam: das spiralige Aufrollen des Körpers, der Mangel mastigoider Locomotion, die plötzliche Contraction grösserer Körperstrecken, der schwache Umdrehreflex und der heftige Choc nach erlittener Decapitation. Nachdem ich dem Exemplare von *V. f.*, an dem die im Vorstehenden mitgetheilten Beobachtungen angestellt worden sind, den Kopf nebst den 4 ersten Körper-Segmenten recidirt hatte, blieb es unter Pharynx-Prolapsus ungefähr  $\frac{1}{4}$  Stunde ruhig theilweise eingerollt liegen; nur das Schwanzende bewegte sich. Nach  $\frac{1}{4}$  Stunde aber wurde das verstümmelte Thier wieder mobil, und zwar schwamm es ganz in derselben Weise wie vorher rückwärts und vorwärts. Auch die zuckenden Contraktionen grösserer Leibesabschnitte fuhren fort sich geltend zu machen, nur der Umdrehreflex fungirte noch schwächer, als er es beim intacten Thier schon gethan hat. An dem Nachmittags operirten Thiere fand ich am nächsten Morgen bereits einzelne Strecken abgestorben.

#### *Alciopa Cantrainii* D. Ch.

In noch viel höherem Grade als bei der vorhergehenden erscheint bei dieser, einer der häufigeren Arten, das Schwimmen relativ langsam und schwerfällig; denn ihr dicker walzenförmiger Leib erreicht nur eine Länge von 4—5 cm, und auch die Podien sind in jeder Hinsicht nur wenig ausgebildet. Aber abgesehen von dieser durch den Körperbau verursachten Verlangsamung spielt sich die undulatorisch-podiale Locomotion bei *A. C.* genau so wie bei den vorhergehenden Alciopiden ab, und da auch in Bezug auf alle anderen von mir berücksichtigten, mehr oder weniger innig mit der Locomotion verbundenen Acte Übereinstimmung herrscht, so erspare ich mir darauf näher einzugehen.

### c. Zusammenfassung der im vorhergehenden Kapitel festgestellten Thatsachen.

Am Anfange des vorhergehenden Kapitels (s. oben p. 200) habe ich meine Theorie kurz recapitulirt und hinzugefügt, dass wenn diese Theorie richtig ist, sich die 3 fundamentalen Thatsachen, auf welche sie sich stützt, nämlich die Undulation, die opponirte Podien-Stellung und der active Rückschlag der Podien auf der convexen Seite der Bögen, also der paradoxe Rückschlag der Schwimmgänger, ebenso wie bei den der Analyse zu Grunde gelegten Polychäten-Species, auch ganz allgemein bei allen übrigen sei es durch Schwimmen, sei es durch Schwimmgang sich bewegendes nachweisen lassen müsse.

Zu diesem Behufe wurden eben in diesem vorangehenden Kapitel Vertreter von 10 Polychäten-Familien untersucht, von Familien, welche systematisch unter sich den weitesten Abstand darbieten, welcher unter Ausschluss der stark modificirten, locomotorisch nicht in Betracht kommenden Tubicolen in der Gruppe überhaupt erreicht wird.

Das Resultat dieser Untersuchung ist nun so befriedigend wie überhaupt möglich ausgefallen; denn bei allen diesen so verschiedenen Familien angehörigen Arten ohne Ausnahme konnte die Undulation und die opponirte Podien-Stellung sei es in undulirend podialem Gehen (Schwimmgänge), sei es in undulirend podialem Schwimmen nachgewiesen werden und mit beiden ebenso ausnahmslos einhergehend der active Rückschlag der Podien auf der convexen Seite der Bögen. Äquale Podien-Stellung kommt überhaupt nicht vor.

Wie schon oben p. 201 einleitend erwähnt wurde, habe ich mich nun aber bei dieser Untersuchung nicht darauf beschränkt, allein die 3 für die Theorie cardinalen Facta in's Auge zu fassen, sondern auch auf solche geachtet, welche in minderem Grade die Locomotion beeinflussen oder von ihr abhängig sind, und diese sollen nun im Zusammenhange erörtert werden.

Zur besseren Übersicht und bequemerer Besprechung habe ich alle Facta in Form einer combinirten Liste zusammengestellt und diese in folgende Abschnitte getheilt: 1. Über die verschiedenen Locomotions-Modi. 2. Über die verschiedenen Modi des Eingrabens. 3. Über das Functioniren des Umdrehreflexes und 4. Über das Einziehen der Borsten.



Namen der untersuchten Arten nach Familien geordnet	1. Liste über die verschiedenen Locomotions-Modi								2. Liste über die ver- sich Eingrabens			
	Verhalten im intacten Zustande				Verhalten im decapi- tierten Zustande				Eingraben im intacten Zustande durch:			
	undulirend-podiales Gehen (Schwimmgang)	undulirend-podiales Schwimmen	Kriechgang (Peristaltik)	peitschenförmiges oder mastigoides Schwimmen	undulirend-podiales Gehen (Schwimmgang)	undulirend-podiales Schwimmen	Kriechgang (Peristaltik)	peitschenförmiges oder mastigoides Schwimmen	die Podien	den Rüssel	helicoidale Bohrbewegung (H.B.) Schwimmbewegung (S.B.)	Nachziehen
<i>Ichthyotomus sanguinarius</i>	+	0	0	+	+	0	0	+	0	0	0	0
<i>Nephtys scolopendroides</i>	0	+	0	+	0	+	0	+	0	+	+ S. B.	+
nereide Form } von <i>Nereis cultrifera</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	+
heteronereide Form }	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Staurocephalus Rudolphi</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	0	0
<i>Eunice vittata</i>	+	0	+	+	+	0	+	+	+	0	0	+
<i>Eunice Claparedii</i>	+	0	+	+	+	0	+	+	0	0	0	0
<i>Hyalinoccia tubicola</i> *)	+	0	+	+	0	0	+	+	+	0	0	+
<i>Hyalinoccia rigida</i>	+	0	+	+	+	0	+	+	+	0	0	+
<i>Onuphis simplex</i>	+	0	0	+	+	0	0	+	+	0	0	+
<i>Diopatra neapolitana</i>	+	0	+	+	+	0	+	+	+	0	0	+
<i>Lumbriconereis breviceps</i>	+	0	+	+	+	0	+	+	+	0	+ H. B.	+
<i>Lepidasthenia elegans</i>	+	+	0	+	+	+	0	+	0	0	0	0
<i>Polynoë arcolata</i> **)	+	+	0	0	+	+	0	0	+	0	0	0
<i>Sthenelais dendrolepis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	+ S. B.	+
<i>Psammolyce arenosa</i>	+	0	0	+	+	0	0	+	+	0	0	0
<i>Aphrodite aculeata</i>	+	0	0	0	+	0	0	0	+	0	0	0
<i>Ophiodromus flexuosus</i>	+	+	0	+	+	+	0	+	+	+	0	0
<i>Hesione sicula</i> ***)	+	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0
<i>Syllis vittata</i>	+	0	+	0	+	0	+	0	0	0	0	0
<i>Glycera siphonostoma</i>	+	0	+	+	+	0	+	+	0	+	0	+
<i>Goniada emerita</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	0	+	0	+
<i>Eudalia viridis</i>	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0	+ S. B.	+
<i>Phyllodoce Paretti</i>	+	0	+	0	+	0	+	0	0	0	0	0
<i>Asterope caudata</i>	0	+	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0
<i>Vanadis formosa</i>	0	+	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0
<i>Alciopa Cantrainii</i>	0	+	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0

\*) Kann sich intact auch sammt Röhre spannerraupe-ähnlich oder geometroid (s. unten p. 263) bewegen.

\*\*) Der Ausfall des mastigoiden Schwimmens beruht wohl auf der Kürze und Gedrungenheit des Leibes.

\*\*\*) Auch hier ist wohl der Ausfall des mastigoiden Schwimmens durch die Plumpheit des Körpers verursacht. Als Flucht- oder Abwehr-Bewegung fungiert hier der sogenannte »Schwimmsprung«.

†) Das Einbohren im decapitirten Zustande geschieht mit dem Schwanz voran.

††) Nachdem Exemplare dieser Arten mehrmals hintereinander in die Supination gebracht oder gleich beim ersten Mal zu derb angefasst worden waren, verharren sie längere Zeit hindurch in dieser Lage, sie stellen sich tot.

schiedenen Modi des im Sande				3. Liste über das Function- niren des Umdrehreflexes		4. Liste über das Ein- ziehen der Borsten beim passiven Vorschlage der Podien			Namen der untersuchten Arten nach Familien geordnet
Eingraben im decapi- tirten Zustande durch				im intacten Zustande	im deeapitir- ten Zustande	Das Einziehen geschieht stark	Das Einziehen geschieht schwach	Das Einziehen geschieht gar nicht	
die Podien	den Rüssel	helicoidale Bohrbewegung (H.B.) Schwimmbewegung (S.B.)	Nachziehen	Der Reflex fungirt:	Der Reflex fungirt:				
0	0	0	0	sehr stark	stark	+	0	0	<i>Ichthyotomus sanguinarius</i>
0	0	0	0	schwach	schwach	0	0	+	<i>Nephthys scolopendroides</i>
0	0	0	0	stark	weniger stark	0	+	0	nereide Form
0	0	0	0	schwach	0	0	0	+	heteronereide Form } von <i>Nereis cultrifera</i>
0	0	0	0	stark	stark	0	0	+	<i>Staurocephalus Rudolphii</i> }
0	0	0	0	stark	schwach	0	+	0	<i>Eunice vittata</i> }
0	0	0	0	stark	stark	0	+	0	<i>Eunice Claparedii</i> }
0	0	0	0	stark	schwach	0	+	0	<i>Hyalinoccia tubicola</i> *) }
+	0	0	+	stark	weniger stark	0	+	0	<i>Hyalinoccia rigida</i> }
+	0	0	+	stark	weniger stark	0	+	0	<i>Onuphis simplex</i> }
+	0	0	+	stark	stark	0	+	0	<i>Diopaltra neapolitana</i> }
0	0	0	0	stark	stark	0	+	0	<i>Lumbriconereis brevicaps</i> }
0	0	0	0	sehr stark	stark	+	0	0	<i>Lepidasthenia elegans</i> }
0	0	0	0	stark ++)	stark	0	0	+	<i>Polynoë areolata</i> **) }
+	0	0	0	stark ++)	schwach	0	0	+	<i>Sthenclais dendrolepis</i> }
+	0	0	0	stark ++)	stark	+	0	0	<i>Psammolyce arenosa</i> }
0	0	0	0	schwach ++)	sehr schwach	+	0	0	<i>Aphrodite aenclata</i> }
0	0	0	0	sehr stark	stark	0	0	+	<i>Ophiodromus flexuosus</i> }
0	0	0	0	sehr stark	stark	+	0	0	<i>Hesione sieula</i> ***) }
++)	0	0	0	schwach	sehr schwach	+	0	0	<i>Syllis vittata</i> }
0	0	0	0	schwach	schwach	+	0	0	<i>Glycera siphonostoma</i> }
						Vordertheil	Hintertheil		Glyceriden
0	0	0	0	schwach	schwach	0	+	+	<i>Goniada emerita</i> }
+	0	0	0	schwach	sehr schwach	+	0	0	<i>Eulalia viridis</i> }
0	0	0	0	stark	stark	+	0	0	<i>Phyllodoce Paretti</i> }
0	0	0	0	schwach	sehr schwach	0	0	+	<i>Asterope candida</i> }
0	0	0	0	schwach	sehr schwach	0	0	+	<i>Vanadis formosa</i> }
0	0	0	0	schwach	sehr schwach	0	0	+	<i>Aleiopa Cantrainii</i> }
									Alciopiden

Ich beginne mit dem 1. Abschnitt der Liste, welcher von den verschiedenen Locomotions-Modis handelt.

Zunächst ergibt sich, dass von allen diesen Modis unter den heutigen Polychäten der Schwimmgang der häufigste ist; denn er steht 22 Mal unter 27 Fällen verzeichnet. Dann folgt die in den meisten Fällen als Flucht- oder Abwehr-Bewegung sich äussernde peitschenförmige oder mastigoide Schwimmbewegung mit 17 unter 27 Fällen, in dritter Instanz die peristaltische Fortbewegung oder der Kriechgang mit 14 unter 27, und zuletzt das undulirend-podiale Schwimmen mit 12 unter 27 Fällen.

Dass auf Grund dieser Statistik nicht etwa geschlossen werden darf, dass der Schwimmgang die ursprünglichere und das Schwimmen die secundäre Locomotions-Weise repräsentire, dafür wurden schon an verschiedenen Stellen im Vorhergehenden die Gründe gestreift und sollen weiterhin noch im Zusammenhange erörtert werden (vergl. unten p. 266). Hier genüge es daran zu erinnern, dass allein schon der paradoxe Rückschlag der Schwimmgänger ihre Abstammung von Schwimmern überzeugend darthut.

Fragen wir auf Grund der Liste, welche Arten die vielseitigste Locomotion darbieten, so ergibt sich Folgendes:

An der Spitze stehen: *Nereis cultrifera* (nereide Form), *Staurocephalus Rudolphii*, *Sthenelais dendrolepis* und *Goniada emerita*; denn sie können sich durch Schwimmgang, undulirend-podiales Schwimmen, Kriechgang und mastigoides Schwimmen, also in 4 Locomotions-Weisen bewegen. Die 4 genannten Arten gehören eben so vielen verschiedenen Familien an, und 3 von jenen, nämlich *Staurocephalus Rudolphii*, *Sthenelais dendrolepis* und *Goniada emerita*, sind ausgezeichnete undulirend-podiale Schwimmer.

Dann folgen mit 3 Locomotions-Weisen: *Eunice Claparedii*, *Hyalinoecia tubicola*, *Hyalinoecia rigida*, *Diopatra neapolitana*, *Lumbriconereis breviceps*, *Lepidasthenia elegans*, *Ophiodromus flexuosus* und *Glycera siphonostoma*, ebenfalls Angehörige von 4 verschiedenen Familien und darunter 2 vorzügliche undulirend-podiale Schwimmer, nämlich *Ophiodromus flexuosus* und *Lepidasthenia elegans*.

Weiter folgen mit 2 Locomotions-Weisen: *Nephtys scolopendroides*, *Onuphis simplex*, *Polynoë arcolata*, *Psammolyce arenosa*, *Syllis vittata*, ebenfalls Angehörige von 4 verschiedenen Familien, und darunter 1 vorzüglicher undulirend-podialer Schwimmer, nämlich *Nephtys scolopendroides*.

Endlich mit nur Einer Locomotions-Weise: *Nereis cultrifera* heteronereide Phase, und *Aphrodite aculeata*. In dieser letzten Gruppe sind zwei merkwürdige Gegensätze vereinigt; denn während die heteronereide *N. c.* zu den raschesten Schwimmern gehört, zeichnet sich *A. a.* durch grosse Trägheit aus. Beide repräsentiren eben einseitig modificirte Polychäten, die eine in Bezug auf ihren plumpen, für jederlei flotte Locomotion ungeeigneten Körper, die andere aber in Bezug auf die einseitige Steigerung des podialen Componenten der undulirend-podialen Schwimmbewegung.

Es ergibt sich hieraus, dass Vielseitigkeit oder Einseitigkeit der Locomotion durchaus nicht an Verwandtschaft geknüpft ist, dass im Gegentheil für jede einzelne



Art die specielle Adaptation entscheidet, wie viele und welche Locomotions-Modi bei ihr zur Ausübung gebracht werden.

Dieser adaptive Charakter kommt übrigens auch dann zum Ausdruck, wenn nur Angehörige von Ein und derselben Familie ins Auge gefasst werden. So von Euniciden, wo *Staurocephalus Rudolphi* 4 Bewegungs-Modi aufweist und *Onuphis simplex* deren nur 2; ferner von Aphroditeen, wo *Sthenelais dendrolepis* sich in allen 4 Modis, *Aphrodite aculeata* dagegen nur in Einem zu bewegen vermag.

In hohem Grade endlich wird die Species-Facultas solcher Anpassung noch durch das Verhalten von *Hyalinoecia tubicola* illustriert, welche sich ausser in ihren 3 für die Polychäten-Gruppe normalen Locomotions-Modis auch in einer sonst in dieser Gruppe nicht weiter vorkommenden Weise, nämlich spannerraupe-ähnlich oder geometroid zu bewegen vermag. Da die Ausübung dieser Locomotions-Weise an das Vorhandensein der federkielartigen Röhre gebunden ist, so kann sie auch erst nach Errungenschaft der letzteren zur Ausbildung gelangt sein.

Schliesslich bleibt noch übrig, des in diesem Abschnitt der Liste gegenüber gestellten Verhaltens intacter und decapitirter Exemplare zu gedenken.

Mit Ausnahme von zwei stark modificirten Arten, nämlich der heteronereiden Phase von *Nereis cultrifera* und der beständig ihre Röhre mit sich herum schleppenden *Hyalinoecia tubicola*, verhalten sich bei allen aufgeführten Arten decapitirte Exemplare ganz so wie intacte, das heisst jene fahren fort sich (abgesehen vom Eingrabeact) ganz in denselben Locomotions-Weisen zu bethätigen, deren diese fähig sind. Es illustriert dieses Verhalten den hohen Grad von Unabhängigkeit, welcher dem Anneliden-Soma gegenüber der Kopfreion zukommt.

Wenn nun aber auch, wie die decapitirten Würmer beweisen, die Locomotion als solche sich nicht nur unabhängig von den cephalen Receptoren, sondern auch unabhängig von dem Gehirne abspielen kann, so weisen doch auch gerade die decapitirten Thiere auf die Functionen hin, welche jenen Receptoren, resp. jenen Gehirnganglien speciell in Bezug auf die Locomotion zukommen. Es vermögen sich nämlich decapitirte Thiere nicht mehr so wie intacte zu orientiren; insbesondere fällt es ihnen schwer, Hindernisse zu überwinden. Dies beruht wohl hauptsächlich auf dem Wegfall der Receptoren. Sodann lassen decapitirte Exemplare der meisten Arten nach der Operation eine lang andauernde Unruhe erkennen; diese beruht wohl lediglich auf der Ausschaltung des die segmentale Reflexthätigkeit regulirenden Gehirnes.

Dass nach Durchschneidung des Schlundringes bei Polychäten die Locomotion unverändert fort dauert, hat schon STEINER (90, p. 47) an *Ophelia*, *Nephtys*, *Eunice* und *Diopatra* nachgewiesen, und zu ähnlichem Resultate haben auch die von FRIEDLÄNDER (94, p. 196) an *Lumbricus* vorgenommenen Exstirpations-Versuche der Gehirnganglien geführt. Es werden sich nun aber in Folge meiner im Vorhergehenden mitgetheilten Ergebnisse an decapitirten Exemplaren verschiedenster Polychäten die künftigen Untersucher, insofern als es sich um Locomotion als solche handelt, die mühsame Operation der Gehirn-Exstirpation ersparen können.

indem ja aus meinen Feststellungen hervorgeht, dass decapitirte Thiere ebenso fortfahren normale Progressiv-Bewegungen zu machen wie enthirnte.

Ich wende mich nun zum 2. Abschnitt der Liste: Über die verschiedenen Modi des »Sich Eingrabens im Sande« (kryptoide Locomotion, vergl. unten p. 263).

Mit ganz vereinzelt Ausnahmen ist bei den Anneliden das »Sich Verstecken« zum herrschenden Lebensprinzip geworden; offenbar wurden diese ursprünglich selbst räuberisch umher schwimmenden Thiere durch neu auftauchende und kräftigere Gegner zu solcher Umwandlung ihrer ursprünglichen Lebensweise gezwungen. Das Ziel, sich vor dem Feinde zu verbergen, wurde in sehr verschiedener Weise erreicht: einige nisten zwischen den Wurzeln mariner Gewächse, andere zwischen den zu grossen Massen vereinigten Thier-Colonien, andere hausen in Felsspalten, wieder andere leben commensal oder parasitisch, und ein grosser Theil endlich bohrt sich dauernd oder zeitweise in den Sand ein, und mit diesem Acte haben wir es speciell hier zu thun.

Da der Einbohr-Act, einerlei ob wir ihn als ursprünglich bloss rettende Flucht-Bewegung, oder zugleich auch als etwas weiterhin für den Nahrungs-Erwerb unerlässlich Gewordenes in's Auge fassen, einen für die Existenz gleicherweise entscheidenden Factor bildet, so kann es nicht auffallend erscheinen, dass bei unseren Thieren zur Vollziehung jenes Actes sehr verschiedene Organe zur Verwendung gekommen sind, nämlich die Podien, der Rüssel, helicoidale Bohrbewegung, Schwimmbewegung und endlich das Nachziehen des Körpers. Wie bald nur die eine, bald nur die andere, und wie verschiedene dieser Organe resp. Bewegungen zusammen wirken können, das zeigt unsere Liste.

Wenn wir zunächst fragen, wie viele von den aufgeführten Arten sich überhaupt einbohren können, so ergibt sich, dass es unter 27 deren 17 sind, also etwa  $\frac{2}{3}$ . Von den 10 Arten, welche sich nicht einzubohren vermögen, lebt 1, nämlich *Ichthyotomus*, ectoparasitisch; 1, nämlich *Staurocephalus Rudolphii*, zwischen Thier-Colonien; 1, nämlich *Eunice Claparedii*, in den Spalten von Corallinalgen; 1, nämlich *Lepidasthenia elegans*, in Felsspalten und Schwämmen; 2, nämlich *Hesione sicula* und *Phyllodoce Paretti*, zwischen den Wurzeln der Posidonien, und 4, nämlich die heteronereide Phase von *Nereis cultrifera* sowie die 3 aufgeführten Alciopiden, leben pelagisch. Dass aber die eine Art, sich zu verstecken, die andere nicht ganz auszuschliessen braucht, wird durch die Aphroditeen *Polynoë areolata*, *Lepidasthenia elegans* und *Sthenelais dendrolepis* erwiesen, welche zwar gewöhnlich zwischen Pflanzen-Wurzeln oder in Felsspalten etc. hausen, sich aber auch im Sande einzubohren vermögen, ferner durch die Hesionide *Ophiodromus flexuosus*, die Commensale von Seesternen, welche sich, auf Sand gebracht, wenigstens zeitweise auch darin einbohrt.

Was die Häufigkeit der verschiedenen Einbohr-Weisen betrifft, so stehen an der Spitze die mit Hilfe der Podien und durch Nachziehen des Körpers erfolgenden, welche auch in den meisten Fällen zusammenwirken. Weniger häufig ist das Eingraben mittelst des Rüssels, mit dem ebenfalls zumeist das Nachziehen des Körpers einhergeht, und am seltensten endlich ist die helicoidale Bohr- und die Schwimmbewegung am Eingrabeact betheiligt.

Auffallend ist, dass auch einige vorzügliche undulatorisch-podiale Schwimmer sich einzugraben vermögen, nämlich *Nephtys scolopendroides*, *Polynoë areolata*, *Sthenelais dendrolepis* und *Ophiodromus flexuosus*. Es bietet einen in biologischer Hinsicht überaus scharfen Contrast dar, eine andauernd und rasch dahin schwimmende *Nephtys* plötzlich im dargebotenen Sande verschwinden zu sehen.

Während sich zwischen den eigentlichen Locomotions-Weisen der Arten einer- und ihrer Familien-Zugehörigkeit andererseits keinerlei Beziehung statuiren liess, indem eben für jede Art die specielle Adaptation entscheidet, welche und wie viele Locomotions-Weisen zur Ausübung gelangen, ergibt sich dagegen aus unserer Liste eine solche Beziehung zwischen dem Eingrabe-Modus und der Familien-Zugehörigkeit. Es wird nämlich bei den aufgeführten Euniciden (mit Ausnahme von *Lumbriconereis*, wo helicoidale Bohrbewegungen mitwirken das Eingraben lediglich durch die Podien des Vorderkörpers und Nachziehen des Hinterkörpers bewirkt und bei den Aphroditeen (mit Ausnahme von *Sthenelais*, wo Schwimmbewegungen und Nachziehen des Körpers mitwirken) lediglich durch das Heben und Senken aller Podien.

Von grossem Interesse ist in Bezug auf den Eingrabe-Act das Verhalten decapitirter Thiere. So weit als ich die betreffende Litteratur kenne, ist bisher noch kein Fall von Eingraben einer decapitirten Annelide constatirt worden; auch hatte ich bis zur entgegengesetzten Erfahrung die Möglichkeit für ausgeschlossen gehalten. Aus unserer Liste geht nun aber hervor, dass von 17 Arten, welche sich überhaupt einzugraben vermögen, deren 7, also mehr als  $\frac{1}{3}$ , auch im decapitirten Zustande fortfahren können es zu thun.

Dass sich die decapitirte *Syllis vittata* mit dem Schwanze voran einbohrt, ist insofern als specielle Anpassung verständlich, als ja viele Anneliden eben so gut mit dem Schwanze wie mit dem Kopfe voran auch ihre Locomotion auszuüben vermögen; hat ja *Fine* (*Fabricia*) auf ihrem Hinterende sogar Sehorgane zur Ausbildung gebracht.

Auch das Eingraben der decapitirten Aphroditeen, nämlich von *Sthenelais dendrolepis* und *Psammolyce arenosa* ist nicht so auffällig, wenn man bedenkt, dass auch beim Eingraben der intacten Thiere der Vorderkörper keine besondere Rolle zu spielen braucht, dass hingegen lediglich durch Heben und Senken aller Podien der Sand aufgeschaufelt und der Leib so zum Einsinken gebracht werden kann.

In höchstem Grade auffällig erscheint dagegen das Fortdauern der Fähigkeit, sich im decapitirten Zustande einzugraben, bei den 3 Euniciden, nämlich bei *Hyalinoecia rigida*, *Onuphis simplex* und *Diopatra neapolitana*, den 3 Arten, welche darin untereinander übereinstimmen, dass bei jeder eine gewisse Zahl vorderster Podien durch Grösse, Anhänge oder auch durch besondere Stellung ausgezeichnet ist. Durch eben diese vordersten modificirten Podien wird aber, wie oben p. 215 gezeigt worden ist, nicht nur die Locomotion, sondern auch der Eingrabe-Act bewirkt. Hier, wo bei diesem Acte speciell dem vordersten Leibesabschnitte die active Rolle zugetheilt und wo überdies der Kopflappen besonders reich mit Antennen und Fühlercirren ausgerüstet ist, hätte man mehr als bei den anderen Arten anzunehmen geneigt sein



können, dass decapitierte Exemplare des Eingrabe-Vermögens verlustig gehen würden. Anstatt dessen können gerade diese 3 Arten nach Recision des Kopflappens, ja selbst nach solcher des Kopflappens und mehrerer Segmente nicht nur sich einbohren, sondern auch eine regelrechte Röhre bauen und die Vorderregion regenerieren. Ich habe oben p. 251 in Anbetracht der Thatsache, dass nahezu alle in der Liste aufgeführten Arten fortfahren, sich im decapitierten Zustande ganz in denselben Locomotions-Weisen zu bethätigen wie intacte, darauf hingewiesen, wie ein solches Verhalten den hohen Grad von Unabhängigkeit des Anneliden-Somas gegenüber der Kopfregion illustriert. Noch weit schlagender wird nun aber diese Unabhängigkeit von Soma und Kopfregion durch das Verhalten der genannten Euniciden im intacten und recidierten Zustande beim Eingrabe-Act erwiesen.

Von früheren hier einschlägigen Beobachtungen und Experimenten sei angeführt, dass nach LÖB (94, p. 200) enthirnte Exemplare von *Nereis* (Sp.?) sich nicht mehr einzubohren vermögen. Dieses Verhalten stimmt, wie aus meiner obigen Darstellung (p. 209) ersichtlich, ganz mit dem Verhalten überein, welches decapitierte Exemplare von *Nereis cultrifera* darboten; denn auch diese sind dazu unfähig. Der Fall zeigt aber, wie fatal es gewesen wäre, daraus einen allgemein gültigen Schluss ziehen zu wollen, da ja mehr als  $\frac{1}{3}$  aller von mir untersuchten Arten, welche sich im intacten Zustande überhaupt einbohren, dies auch im decapitierten Zustande thun.

Ferner hat FRIEDLÄNDER (04, p. 198 und p. 201) constatirt, dass sich Lumbriciden ohne obere Schlundganglien einbohren können, solche ohne untere dagegen es nicht zu thun pflegen.

Ich komme zum 3., den Umdrehreflex registrirenden Abschnitt der Liste.

Zunächst ist das allgemeine Vorkommen dieser Reflex-Bewegung zu constatiren; denn sämtliche aufgeführte Arten liessen ihn mehr oder weniger stark erkennen.

Was den Stärke-Grad des Reflexes mit Rücksicht auf die einzelnen Familien betrifft, so zeigen ihn zwar die Euniciden durchweg stark, die 2 Hesioniden sehr stark und die 2 Glyceriden schwach; aber bei den Aphroditeen sinkt er von sehr stark auf sehr schwach herab. Wir haben es daher aller Wahrscheinlichkeit nach mit einer spezifischer Anpassung sehr zugänglichen Charakter zu thun.

Auch zwischen der grösseren oder geringeren Locomotions-Fähigkeit einer- und der Stärke des Reflexes andererseits herrscht keinerlei Zusammenhang; denn letzterer äussert sich bei den besten Schwimmern bald sehr stark (so bei *Lepidasthenia elegans* und *Ophiodromus flexuosus*), bald schwach (so bei *Nephtys scolopendroides*, der heteronereiden Phase von *Nereis cultrifera* und den Alciopiden).

Unzweifelhaft existirt dagegen eine Beeinflussung des Reflexes durch die Decapitation. Liess sich doch bei 17 von den 27 darauf hin beobachteten Arten eine ausgesprochene Schwächung nach der Operation constatiren. Die 10, wo eine solche Herabsetzung nicht zu constatiren war, sind: *Nephtys*, 4 Euniciden, 2 Aphroditeen, 2 Glyceriden und *Phyllodoce*. Nun ist aber zu bedenken, dass der Schätzung durch blosse Beobachtung eine geringfügige Herabsetzung des Reflexes leicht entgehen konnte, dass also durch eine exactere

Methode sich vielleicht auch bei diesen 10 Arten ein anderes Verhalten hätte feststellen lassen.

Das Walten des Umdrehreflexes im Kreise der Würmer ist wohl zuerst durch LÖB (94, 247—269) und zwar an *Thysanozoon*, *Planaria* und *Nereis* constatirt worden, zugleich auch, dass decapitirte oder enthirnte Thiere fortfahren, diese Reflexbewegung in schwächerem Grade auszuführen. LÖB scheint nun die Neigung gewisser Thiere, sich festen Körpern anzuschmiegen, also das, was er selbst als Stereotropismus bezeichnet hat, mit der Neigung sich umzudrehen, also mit dem, was v. ÜNKÜLL später als Umdrehreflex kennzeichnete, für ein und dasselbe zu halten. So nahe aber eine solche Identificirung auch liegen mag, so ist sie doch keineswegs selbstverständlich. Vom finalen Gesichtspunkte aus bedeutet der Stereotropismus Ruhe und Versteck, wogegen der Umdrehreflex sehr wohl im Zusammenhang mit Orientirung und Locomotion gedacht werden kann, und was den causalen Gesichtspunkt betrifft, so brauchen die die beiden Reflexe auslösenden Receptoren ebenfalls nicht ein und dieselben zu sein. Zu Gunsten der LÖB'schen Auffassung würde es sprechen, wenn starker Umdrehreflex stets auch mit starkem Stereotropismus einherging. Das trifft nun aber durchaus nicht zu, denn in der Liste stehen 16 Fälle von starkem Umdrehreflex verzeichnet, wogegen mir nur bei 9 Arten starker Stereotropismus aufgefallen ist. Diese 9 Arten sind: *Ichthyotomus sanguinarius*, *Eunice Claparedii*, *Lepidasthenia elegans*, *Polyuö areolata*, *Psammolyce arenosa*, *Ophiodromus flexuosus*, *Hesionicula sicula*, *Syllis vittata* und *Eulalia viridis*, und von diesen 9 gehören zwar 7 zu jenen, bei welchen auch der Umdrehreflex stark, zwei dagegen, nämlich *Syllis vittata* und *Eulalia viridis*, zu jenen, wo er schwach fungirt.

Die den Umdrehreflex fördernde Einwirkung des Kopfes hat v. ÜNKÜLL (05b, p. 402) auch für die Hirudineen nachgewiesen, und zwar mit folgenden Worten:

»Noch nicht genügend erforscht ist der Umdrehreflex der Blutegel. Er tritt am normalen Thiere sehr prompt ein, und zwar immer in der Form, dass der Kopf des auf den Rücken gelegten Thieres zuerst in die normale Lage umbiegt und dann der übrige Körper nachfolgt. Je mehr man vom Vorderende des Thieres abschneidet, um so mehr verliert sich die Tendenz des Thieres, seine normale Lage wieder zu erlangen, und schliesslich liegt das stets platt bleibende Hinterende ebenso ruhig auf dem Rücken wie auf der Bauchseite.«

Interessant ist auch was CARLSON (04, p. 287) über den Umdrehreflex bei Myriopoden sagt. Die Stelle lautet:

»The maintenance of the body ventral side down is also a reflex through the segmental ganglia, the turning of the body to the ventral side when placed on its back probably depending not so much on the touch impressions on the dorsal side as the absence of the normal touch impressions from the contact of the legs with the ground. The relatively great segmental independence of this equilibrium reflex and especially of the reflex and coördinating mechanisms of locomotion is shown by the fact that these are exhibited by any portion of the body measuring not less than three intact segments in length.«

Interessant, weil CARLSON auf die Innervations-Frage eingeht. Er spricht allerdings nur von den »segmental ganglia«, war also nicht in der Lage, für den Reflex speciell in Betracht kommende Receptoren nachzuweisen. Diese Lücke ist nun aber durch einen Befund an *Ichthyotomus* ausgefüllt; denn wie schon im 1. der Analyse der Locomotion gewidmeten Kapitel p. 199 ausgeführt wurde, halte ich jene aus dem sensorischen Abschnitte der Bauchstrang-

Ganglien austretenden und keulenförmig frei unter der Haut endigenden Markfaser-Bündel, welche ich unter dem Namen segmentale Ventralorgane beschrieben habe (vergl. Abschnitt Nervensystem p. 112 und Abschnitt Sinnesorgane p. 127), für diejenigen Tangoreceptoren, welche wahrscheinlich den Umdrehreflex auslösen. Fraglich bleibt noch, ob diese Receptoren nicht auch zugleich für die Auflösung locomotorischer Reflexe in Betracht kommen.

Der 4. und letzte Abschnitt der Liste betrifft das Einziehen der Borsten beim Vorschlage der Podien.

Aus der Liste ergibt sich, dass die grosse Mehrzahl der aufgeführten Arten die Borsten beim Vorschlage mehr oder weniger einzieht, und dass nur eine Minderzahl das nicht thut. Mit Ausnahme von *Lepidasthenia* und *Goniada* besteht aber jene Mehrzahl aus solchen Arten, deren Schwimmgang niemals in Schwimmen übergeht, also aus Schwimm- und Kriechgängern, die Minderzahl hingegen ausschliesslich aus guten Schwimmem. Was aber die genannten 2 Ausnahmen betrifft, so wurde schon oben p. 225 gezeigt, dass zwar *Lepidasthenia*, so lange als sie sich im Schwimmgange befindet, die Borsten stark einzieht, dass sie dies hingegen nicht mehr thut, sobald sie in förmliches Schwimmen übergegangen ist; und auch für *Goniada* wurde oben p. 239 festgestellt, dass sie die Borsten wohl in ihrem lediglich zu Schwimm- und Kriechgang befähigten Vorder-, nicht aber in ihrem allein zum Schwimmen befähigten Hintertheil einzieht. Durch die beiden Ausnahmen wird also die Regel, dass bei den Schwimmem die Borsten nicht eingezogen werden, nicht gestört.

Was das Einziehen der Borsten beim Vorschlage der Schwimmgänger betrifft, so habe ich schon in dem der Analyse der Locomotion gewidmeten Kapitel (vergl. oben p. 191) ausgeführt, wie leicht das Finale dieser Einrichtung einzusehen sei. Der Vorschlag repräsentirt die passive Phase der Podienbewegung, und dadurch, dass im Verlaufe dieser Phase die Borsten eingezogen sind, wird der Widerstand vermindert, also Kraft gespart; ausserdem aber bleiben die Borstenfächer davor bewahrt, während des Vorschlages in Unordnung zu gerathen.

An gleicher citirter Stelle wurde auch schon darauf hingewiesen, dass bei den Schwimmem ein solches Einziehen der Borsten nicht erfolge, die Würdigung dieses Gegenstandes indessen, im Interesse des besseren Verständnisses, bis hierher verschoben. Es bleibt daher die Frage zu erörtern, warum die Schwimmer die Borsten nicht einziehen. Erstens wird der Widerstand der Borstenfächer beim passiven Vorschlag der Schwimmer dadurch stark vermindert, dass sich dieser Vorschlag auf der concaven Seite der (bei den Schwimmem so viel stärker gespannten, undulatorischen Bögen abspielt, nämlich da, wo die Podien so viel weniger ausgiebige Exkursionen auszuführen haben und sich so viel enger aneinander legen. Zweitens würde, selbst für den Fall, dass auch unter diesen Umständen durch das Einziehen der Borsten eine Verminderung des Widerstandes, also eine Kraft-Ersparniss erzielt werden könnte, diese Ersparniss doch dadurch illusorisch, ja selbst in ihr Gegentheil verwandelt, dass das Einziehen und Ausstrecken der Borsten bei den Schwimmem in einem so unvergleichlich viel rascheren Tempo zu geschehen hätte als bei den Schwimmgängern. Denn wie beim Übergange vom Schwimmgange in förmliches Schwimmen die Intensität der Undulation, so wird ja auch das



Tempo des Vor- und Rückschlages der Podien gesteigert. Drittens endlich fällt bei den Schwimmern auch noch jener Vortheil weg, welchen das Einziehen der Borsten für die Schwimmgänger dadurch hat, dass die Borstenfächer beim Vorschlage nicht in Unordnung gerathen können, weil eben beim Schlagen des Wassers eine solche Gefahr überhaupt nicht besteht.

Der erste der aufgeführten Gründe für das Nicht Einziehen der Borsten kann nicht auf solche Schwimmer Anwendung finden, wo, wie z. B. bei der heteronereiden Form von *Nereis*, die Undulation gegenüber der podialen Ruder-Wirkung zurücktritt. Da muss der Widerstand der Borstenfächer beim passiven Vorschlage in anderer Weise herabgesetzt werden. Wie, das hat REIBISCH (94, p. 18) für *Lopadorhynchus*, einen guten Schwimmer, bei welchem schon in Folge seiner gedrungenen Körperform die Undulation wohl ebenfalls stark zurücktreten muss, feststellen können. Er fand nämlich, dass die breiten, messerklingenförmigen Anhänge der Ruderborsten von *L.* so eingelenkt sind, dass sie nur in der Ebene, nach der sie ausgebildet sind, bewegt werden können:

»Bewegt das Thier seine Ruder nach vorn,« schreibt dieser Autor, »um zum Rudern auszuholen, so kommen die Achsen der Anhänge in die Bewegungsrichtung zu liegen, bieten also einen sehr geringen Widerstand. Bei dem eigentlichen Ruderact (Rückschlag) werden sie durch den Druck des Wassers zunächst so gestellt, dass sie Verlängerungen der Borsten darstellen; da diese letzteren aber einer geringen Torsion fähig sind, so schliessen sich die einzelnen Anhänge zu einem lückenlosen Fächer zusammen, der natürlich einen kräftigen Druck auf das Wasser auszuüben im Stande ist. Dass eine Weiterdrehung der Borsten nicht stattfindet, ersieht man daraus, dass die Anhänge, wenn man sie durch Deckglasdruck in die Ebene des Ruders gebracht hat, ausbrechen, sowie man den Druck erhöht.« Vergl. auch REIBISCH 95, p. 32.

Wir sehen also, dass hier die Wirksamkeit des Rückschlages und die Unwirksamkeit des Vorschlages nicht nur so wie beim Bootsruder durch Torsion von Seiten des die Ruder Führenden, sondern auch durch eine Art von Gelenk mit Zwangsführung gewährleistet ist.

Was den Stärke-Grad des Einziehens der Borsten betrifft, so scheint dabei die Familien-Zugehörigkeit von Einfluss zu sein; denn sie werden bei den Euniciden durchgehends schwach, bei den Aphroditeen dagegen durchgehends stark eingezogen.

## d. Über die Locomotion der Oligochäten und Hirudineen.

Diese beiden einseitig modificirten Anneliden-Ordnungen in Bezug auf ihre besonderen Locomotions-Verhältnisse ähnlich wie die so viel ursprünglichere Ordnung der Polychäten zu bearbeiten konnte ich mir um so mehr ersparen, als gerade das Principielle sowohl der Oligochäten-, als auch der Hirudineen-Locomotion in einigen vortrefflichen neueren, weiterhin zu citirenden Arbeiten schon seine Würdigung gefunden hat. Was mich aber trotzdem veranlasst, wenigstens kurz auch dieser beiden Ordnungen zu gedenken, das ist der Umstand, dass ich im Vorhergehenden, insbesondere in dem der Analyse der Locomotion gewidmeten Kapitel, die an den Polychäten gewonnenen Resultate schlechtweg auf die ganze Anneliden-Klasse ausgedehnt und häufig auch an anderen Stellen dieser Schrift in Bezug auf Locomotion »Anneliden« gleichbedeutend mit »Polychäten« gebraucht habe. Es liegt mir daher ob, wenigstens den Nachweis

zu führen, dass sich weder in dem besonderen Locomotions-Modus der Oligochäten, noch in jenem der Hirudineen etwas manifestirt, was meine auf die Locomotion der Polychäten sich stützende und auf die ganze Anneliden-Klasse übertragene Theorie in Frage stellen könnte.

Ich beginne mit den **Oligochäten**.

Trotz ihrer ungeheuren Arten-Zahl variiren diese Thiere doch nur ein recht beschränktes Thema. Nahezu alle leben andauernd eingegraben, alle sind durch starke Rückbildung der Podien ausgezeichnet, kein Schwimmer ist bekannt. In Folge dessen fallen denn auch die ursprünglichen Locomotions-Weisen, nämlich die undulatorische und die podiale Bewegung, ganz oder doch nahezu ganz weg, es herrscht fast ausschliesslich die durch abwechselndes Contrahiren und Expandiren der Ring- und Längs-Muskulatur des Stammes bewirkte Fortbewegung, also die Peristaltik oder der Kriechgang.

Peristaltische Locomotion kommt, wie aus dem Vorhergehenden bekannt ist, auch bei Polychäten vor, jedoch nie als ausschliesslicher Locomotions-Modus, und wo dieser Modus vorherrscht, da handelt es sich zumeist um sehr segmentreiche, drehrunde, in Galerien hausende, also um offenbar modificirte Arten. Eben dieses bei letzteren schon angebaute Vorwalten steigert sich nun aber bei den Oligochäten derart, dass die anderen Locomotions-Modi daneben gar nicht mehr in Betracht kommen. Das Verhalten der Oligochäten kann daher dahin definirt werden, dass sie ausschliesslich Eine von den für die Polychäten nachgewiesenen Locomotions-Weisen übrig behalten haben, und zwar die bei den am meisten modificirten Polychäten vorwaltende peristaltische.

Diese peristaltische Locomotion hat, wie schon erwähnt, eine vortreffliche Bearbeitung erfahren, und zwar durch FRIEDLÄNDER (88, p. 363—366 und 94, p. 168—206) und durch BIEDERMANN (04, p. 475—542), auf welche Autoren sowie auch auf BOHN (01, p. 404—410) hiernit verwiesen sei.

Wenn nun aber auch die Oligochäten von den verschiedenen Locomotions-Weisen der Polychäten nur die peristaltische überkommen und zu hoher Ausbildung gebracht haben, so ist dies doch nicht die einzige, in welcher sich, wenigstens die Lumbriciden, zu bethätigen vermögen; denn diese verfügen noch über eine andere Progressiv-Bewegung, welche mit typischer Anneliden-Locomotion nichts zu thun hat, also von ihnen selbständig acquirirt worden sein muss. Ich habe diesen Locomotions-Modus ganz zufällig vor mehreren Jahren in einem Garten zu beobachten Gelegenheit gehabt, und da ich ihn nirgends erwähnt finde, so will ich nicht unterlassen, meine Beobachtung trotz ihrer Flüchtigkeit mitzutheilen.

Als ich früh an einem Herbst-Morgen im erwähnten Garten an einem abgeräumten Gemüsebeet vorbeiging, wurde plötzlich meine Aufmerksamkeit durch ein Geräusch auf dieses Beet gelenkt, und da sah ich eine ca. 20—30 cm lange Lumbricide \*) mit einer Geschwindigkeit sich fortbewegen, die mit der sonst diesen Thieren eigenthümlichen, ziemlich trägen Kriechbewegung seltsam contrastirte. Diese Fortbewegung war eine undulatorische, aber es

---

\*) Ich habe leider versäumt, das eine nicht vom Maulwurfe erbeutete Exemplar zur systematischen Bestimmung aufzubewahren.

handelte sich nicht um die für die Polychäten typische laterale, sondern um verticale Undulation. Wenn ich mich recht erinnere, waren ca. 3 Bögen zu zählen, also sehr lange und steile Bögen, welche an die hohen Schleifen der spannerraupe-ähnlichen Bewegung erinnerten. Dicht hinter dem Wurme kam aber aus demselben Erdloch ein Maulwurf hervor, und trotz seines mehrere Meter betragenden Vorsprunges wurde ersterer vom letzteren eingeholt, gepackt und verspeist, und zwar vor meinen Augen. Erst nachdem er seine Beute verschluckt hatte, zog sich der Maulwurf wieder in seine Galerie zurück. Kurz bevor dies aber geschah, war eine zweite Lumbricide von ungefähr derselben Grösse und wohl von derselben Art in ebenso rascher verticaler Undulation erschienen, und hinter ihr her auch ein zweiter, aber im Gegensatze zum ersten ausgewachsenen sehr jugendlicher (etwa halb so grosser) Maulwurf. Und in diesem Falle gelang es der Lumbricide dank ihrer raschen Bewegung zu entkommen; denn der Verfolger, welcher offenbar ihre Spur verloren hatte, gerieth weit von ihr ab in ein benachbartes mit Salat bepflanztes Beet. Er liess mich ganz nahe herankommen und nahm die von mir inzwischen eingefangene Lumbricide aus der Hand und verschlang sie.

Dass die Maulwürfe zu den gefährlichsten Feinden der Lumbriciden gehören, ist bekannt; genügt es ja einen Stab in die Erde zu stecken und daran zu rütteln, um die eventuell darin versteckt lebenden Lumbriciden, welche die Erschütterung als das Stossen eines Maulwurfs zu recipiren pflegen, eilig hervorkommen zu sehen. Die gegenüber der peristaltischen so unvergleichlich viel raschere undulatorische Fortbewegung der Lumbriciden ist daher wohl auch speciell als Fluchtbewegung vor jenem Feinde acquirirt worden.

Locomotion vermittelt verticaler Undulation kommt bei Polychäten nicht vor; wo bei letzteren verticale Undulation überhaupt auftritt, nämlich bei den längere Zeit hindurch sich in Röhren aufhaltenden Arten, da dient sie, wie BOHN (04a, p. 185—186) gezeigt hat, lediglich dazu, das Wasser zu erneuern, also respiratorischer Function. Wohl aber kommt verticale Undulation von locomotorischem Charakter, wie wir gleich sehen werden, in einer anderen Anneliden-Ordnung, nämlich bei den Hirudineen vor, und zwar als Schwimmbewegung. Dies ist insofern bedeutsam, als es bei den Zoologen für ausgemacht gilt, dass die Hirudineen den Oligochäten viel näher stehen als den Polychäten.

Ich gehe nun zu den **Hirudineen** über.

Während die Oligochäten zwar der äusseren Podium-Componenten, nämlich der Parapodien und Cirren, nahezu verlustig gegangen sind, aber doch noch die inneren Componenten, nämlich die Chätopodien, in der Regel zu so hoher Ausbildung bringen, dass sich deren Borsten oder Haken bei dem peristaltischen Vorschieben und Nachziehen des Körpers sehr wirksam zu betheiligen vermögen, ist bei den Hirudineen auch diese innere Componente verschwunden. Und daraus folgt eo ipso, dass, wenn der einzige Locomotions-Modus, welchen die Oligochäten mit (gewissen modificirten) Polychäten gemein haben, nämlich der peristaltische, bei den Hirudineen überhaupt noch vorkommt, er sich dann nicht in derselben Weise abspielen kann. Er kommt nun in der That vor und spielt sich in der That entsprechend modificirt ab. Die Rolle, welche bei dem peristaltischen Kriechen der Oligochäten den Borsten zugetheilt ist,



nämlich als Halt beim Vorschieben und Nachziehen zu dienen, ist bei den Hirudineen den zwei an den Körperenden befindlichen Saugnäpfen zugetheilt und dementsprechend verlängert, und verkürzt sich nicht abwechselnd wie bei den Oligochäten eine grössere oder kleinere Zahl von Segmenten, sondern der ganze Leib. Es erinnert daher auch der Hirudineen-Gang viel mehr an die Spannerraupe-Locomotion als an den stetigen peristaltischen Kriechgang der Polychäten und Oligochäten. Wie nun aber diese determinirte Peristaltik von *Hirudo* sich schrittweise abspielt, wie mit dem Anheften und Loslassen der beiden Saugnäpfe das Erschlaffen und Contrahiren der beiden antagonistischen Muskulaturen einhergeht, und wie diese Vorgänge durch eine Kette von Reflexen, die sich zu einem Ringe aneinanderschliessen, regulirt werden, das hat in einer vor kurzem erschienenen, vollendeten Analyse v. ÜXKÜLL (05b, p. 372—402) gezeigt, auf dessen Arbeit ich daher verweise.

Im Gegensatze zu der der Oligochäten enthält die Ordnung der Hirudineen auch gute Schwimmer; es hat aber dieses Schwimmen nichts mit dem der Polychäten zu thun, indem es nicht auf lateraler, sondern auf verticaler Undulation beruht. Dass aber diese verticale Undulation auch bei gewissen in Röhren lebenden Polychäten als respiratorisch wirksame Bewegung und bei gewissen Oligochäten als Fluchtbewegung schon vorkommt, ist im Vorhergehenden bereits dargelegt worden. Auch die Schwimmbewegung von *Hirudo* hat in der eben citirten Arbeit v. ÜXKÜLL's eine überaus interessante Analyse erfahren, auf welche ich im nächsten Kapitel noch zurückzukommen haben werde.

### e. Allgemeines über Anneliden-Locomotion.

In diesem letzten Kapitel gebe ich zunächst eine Zusammenstellung und Definition der verschiedenen Locomotions-Modi, sodann erörtere ich das Verhältniss, in welchem diese Modi zueinander stehen, weiter ihr Verhältniss zur Locomotion einiger anderer Thiere und schliesslich das Verhältniss zwischen Locomotion und Innervation.

#### α. Die verschiedenen Locomotions-Modi.

Der einzige Autor, welcher versucht hat, die verschiedenen Locomotions-Weisen der Anneliden zu classificiren, ist BOHN. In einer Arbeit, welche sich hauptsächlich auf das Studium einer Nereide, nämlich von *Hediste diversicolor*, stützt (03, p. 1694—1697), sagt er:

»Les *Hediste diversicolor* présentent, quand elles se meuvent, trois allures différentes: 1. le corps, étroitement appliqué sur une surface accidentée, présente des contournements variés; la region antérieure rampe, tandis que les parapodes oscillent sous l'influence de la propagation d'ondes de faible longueur (marche reptatrice ou thigmotactique); 2. les ondes diminuent de nombre (7—8) et leur amplitude s'accroît (marche natatrice); 3. le corps se détache du support, et est parcouru par deux ou trois ondes seulement de très grande amplitude (natation). On observe tous les passages entre ces trois modes de locomotion; des excitants, mécaniques (attouchements, chocs, agitation de l'eau . . .), physiques (augmentation de l'éclairement), chimiques (changement brusque de salure), psychiques (perception des ombres à distance), transforment la marche en natation.«

Von diesen Unterscheidungen BOHN's halte ich allein die 2. und die 3. für zutreffend, insbesondere, wie ich schon oben p. 198 hervorgehoben habe, die Wahl des Terminus »marche natatrice« oder »Schwimmgang« für dasjenige undulatorisch-podiale Locomotions-Stadium, wo die Länge und Amplitude der Wellen sowie die Intensität ihrer Schwingungen noch so gering sind, dass sie den Körper nicht vom Boden zu erheben vermögen, für sehr glücklich. Aber die erste Unterscheidung, die »marche reptatrice« oder »thigmotactique«, halte ich für verfehlt; denn die für sie aufgestellte Definition entspricht in Wirklichkeit einer Phase des Schwimmganges, und zwar jener, wo, wie dies gerade bei Nereiden vorkommt, nur einzelne Podienpaare paddeln (vergl. oben p. 207). Den Ausdruck »marche reptatrice« oder Kriechgang werde ich für einen anderen Locomotions-Modus, nämlich für die peristaltisch-podiale Progressivbewegung, zur Anwendung bringen.

Sodann hat BOHN von Anneliden eine helicoidale Bewegung beschrieben (04b, p. 241—243) und zwar als »natation hélicoïdale«, »forage hélicoïdal du sable et de la vase« und als »progression hélicoïdale dans un tube«.

Was zunächst die »natation hélicoïdale« betrifft, so ist es richtig, dass sich dem Locomotions-Modus, dessen wesentliches Element in dem Schlagen der beiden Körperenden besteht, und welchen ich im Vorhergehenden als peitschenförmiges Schwimmen oder als mastigoide Locomotion gekennzeichnet habe, in einzelnen Fällen eine spiralige oder helicoidale Bewegung hinzugesellt. Besonders ausgeprägt bei *Glycera convoluta*, welche auch von BOHN als markantester Fall angeführt wird. Die oben p. 248 aufgeführte Tabelle über die verschiedenen Locomotions-Modi der von mir beobachteten Polychäten hat ergeben, dass das mastigoide Schwimmen nach dem Schwimmgange die am häufigsten vorkommende Schwimmbewegung (Fluchtbewegung) repräsentirt. In der grossen Mehrzahl dieser Fälle vollzieht sich nun aber dieses Schwimmen ohne auffällige helicoidale Bewegung, so dass also letztere erstens an sich nur eine Begleiterscheinung einer gewissen scharf charakterisirten Schwimmbewegung darstellt und zweitens als solche keineswegs eine häufige Erscheinung bildet. Wenn ferner BOHN das Oscilliren des Vorderendes bei gewissen Schwimmern (er weist speciell auf den sich an der Locomotion nicht betheiligenden Vorderkörper heteronereider Phasen von *Nereis* hin) mit helicoidaler Bewegung in Zusammenhang bringt, so beruht das auf einem Irrthum; denn wie ich oben p. 194 und 198 nachgewiesen habe, ist dieses Oscilliren des Vorderendes, welches sich bei allen undulirend-podial fortbewegenden Arten beobachten lässt, lediglich eine Folge des rhythmischen Wechsels der der Undulation zu Grunde liegenden Spannung und Entspannung der Bögen, oder, wie man es auch ausdrücken kann: der der Wellenlinie in Wahrheit zu Grunde liegenden Zickzacklinie.

Wenn nun aber auch nach alledem von einer helicoidalen Bewegung bei Schwimmern nicht anders als von einer Begleit-Erscheinung der mastigoiden Schwimmbewegung die Rede sein kann und nicht etwa als von einem besonderen Locomotions-Modus, so trifft doch letzteres zu in Bezug auf das Einbohren gewisser Polychäten. BOHN citirt mehrere exquisite Röhrenbewohner wie *Arenicola*, *Pectinaria*, *Stylarioides* und *Terebella*, und ich selbst habe diese helicoidale Bohr-Bewegung, wie aus meiner Liste ersichtlich, bei *Lumbriconereis* beobachtet.

Wie treffend auch einige Locomotions-Modi durch die BOHN'sche Classification charakterisirt sein mögen, so erweist sich doch, wie ja schon aus allen meinen vorhergehenden Darlegungen resultirt, diese Classification für die Unterbringung aller bei Anneliden vorkommenden Locomotions-Modi als viel zu enge, weshalb ich im Nachstehenden auf Grund meiner Ergebnisse eine entsprechend erweiterte Eintheilung zur Aufstellung bringe.

#### A. Rein undulatorische Locomotion:

##### a. laterale:

kommt bei Anneliden nicht vor; dagegen bei Nemertinen, Aalen und Schlangen.

##### b. verticale:

kommt unter den Anneliden nur bei Hirudineen und gewissen Oligochäten (vergl. oben p. 258) vor. Als respiratorisch wirksame Bewegung ist dagegen diese Undulation sehr weit unter den Röhren bewohnenden Polychäten verbreitet (vergl. BOHN 04a, p. 185—186).

#### B. Rein podiale Locomotion:

Kommt, so weit meine Erfahrung reicht, bei Anneliden nicht vor; dagegen bei jenen Thieren, wo bei der Ortsbewegung äquale Podien-Stellung herrscht, nämlich bei *Peripatus* und den Diplopoden (vergl. unten p. 269 u. 275).

a. es alterniren einzelne Podien-Paare im äqualen Vor- und Rückschlage: *Peripatus*.

b. es alterniren Gruppen von Podien-Paaren im äqualen Vor- und Rückschlage: Diplopoden.

#### C. Podial-undulatorische Locomotion:

Ist die bei Anneliden vorherrschende und stets mit opponirter Podien-Stellung (Paddeln) verbunden.

a. es überwiegt die undulatorische Componente:

die meisten Schwimmer. Beispiele: *Nephtys*, *Staurocephalus*, *Ophiodromus* etc.

b. es überwiegt die podiale Componente:

α. mit exquisiten Schwimmpodien (Schwimmer):

Beispiele: Alciopiden, heteronereide Form von Nereiden, Schwimmknospen von Syllideen.

β. mit Gangpodien (Schwimmgänger):

aa. Es alterniren einzelne Podien-Paare im opponirten Vor- und Rückschlage (Paddeln einzelner Podien-Paare). Beispiel: *Nereis* etc.

bb. Es alterniren Gruppen von Podien-Paaren im opponirten Vor- und Rückschlage. Beispiel: meiste freilebende Polychäten.



**D. Rein peristaltische Locomotion:**

Bei Anneliden nur durch die der Podien entbehrenden Hirudineen vertreten, aber durch die spannerauppen-ähnlich oder geometroid wirkenden Saugnäpfe modificirt.

**E. Podial-peristaltische Locomotion (Kriechgang):**

Bei Anneliden sehr verbreitet, und zwar besonders bei solchen mit zahlreichen Segmenten und kräftig ausgebildeter Ringmuskulatur (drehrundem Körper), welche in Röhren und Galerien im Sande eingegraben leben. Beispiele: *Lumbricus*, *Lumbriconereis*, *Glycera* etc. (Raupen und *Peripatus*?)

**F. Mastigoide\*) Locomotion (peitschenförmige Schwimmbewegung):**

Kommt bei Anneliden, hauptsächlich als Abwehr- und Flucht-Bewegung sehr häufig vor. Wo sie zu anhaltendem Schwimmen benutzt wird, wie z. B. bei *Glycera convoluta*, da kann sich eine kräftige helicoidale Bewegung hinzugesellen (mastigo-helicoidale Locomotion).

**G. Geometroide\*) Locomotion (spannerauppen-ähnliche Ortsbewegung):**

Kommt bei Hirudineen in Folge des Vorhandenseins von Saugnäpfen unter Mitwirkung peristaltischer Locomotion, und bei der einzigen Polychäte *Hyalinoecia tubicola*, so lange sie sich mit Röhre bewegt, vor, ferner bei Raupen.

**H. Kryptoide\*) Locomotion (Ortsbewegung zum Behufe des Sich Eingrabens):**

a. Hauptmotor beim Eingraben ist der Rüssel:

Beispiel: *Glycera* etc.

b. Hauptmotor beim Eingraben sind die Podien:

Beispiele: *Aphrodite*, *Psammolyce* etc.

c. Die Initialbewegung beim Eingraben ist eine Schwimmbewegung:

Beispiele: *Nephtys*, *Sthenelais*.

d. Die Initialbewegung und zugleich die Hauptbewegung beim Eingraben ist eine helicoidale Bewegung:

Beispiele: *Lumbriconereis* [vergl. auch BOUX 1904 b, p. 241—243].

Wie von diesen unter a—d aufgeführten Locomotions-Weisen eventuell mehrere zugleich beim Eingrabeact betheiligt sein können, und wie in vielen Fällen ein grosser Theil des sich eingrabenden Körpers von dem allein activen Vorderleib nachgezogen wird, darüber ist oben p. 227 und die Liste über die Locomotions-Modi der Polychäten oben p. 248 zu vergleichen.

\*) Wenn ich neben »peitschenförmige Schwimmbewegung«, spannerauppen-ähnliche Ortsbewegung« und »Ortsbewegung zum Behufe des Sich Eingrabens« die Termini mastigoide, geometroide und kryptoide Locomotion setze, so geschieht das nicht etwa aus Lust, unsere Litteratur mit neuen Namen zu bereichern, sondern umgekehrt in der Absicht, dem Anwachsen neuer Namen vorzubeugen; denn wenn die erwähnten deutschen Ausdrücke eventuell von Franzosen, Engländern und Italienern übersetzt gebraucht werden, so werden sie dreifach erheblich verschieden lauten, wogegen meine dem Griechischen entnommenen Termini ohne erhebliche Veränderung gleicherweise in diese Sprachen übernommen werden können.

### β. Über das Verhältniss, in welchem die verschiedenen Locomotions-Modi zueinander stehen.

In der bereits oben p. 258 citirten Mittheilung über die Locomotion von *Lumbricus* und *Hirudo* sagt BOHN (01, p. 404—410) in Bezug auf das Kriechen durch abwechselnde Verkürzung und Verlängerung der Segmente, also in Bezug auf die peristaltische und die podial-peristaltische Locomotion, Folgendes:

»Ces mouvements (de reptation) sont vraisemblablement les plus primitifs; ils se sont conservés et même accentués chez les formes terrestres et parasites, chez les vers de terre et les sangsues, que j'étudierai spécialement ici.«

Das »accentués« im citirten Satze ist verständlich, das »conservés« hingegen ist mir unverständlich geblieben; denn dieses hätte doch nur dann einen Sinn, wenn durch BOHN oder durch irgend einen anderen Autor zuvor schon nachgewiesen worden wäre, dass diejenigen Anneliden, welche man als primitive anzusehen berechtigt ist, sich vorwiegend der peristaltischen Locomotion bedienen. Niemals ist aber auch nur ein solcher Versuch unternommen worden und niemals hätte er auch gelingen können; denn wie sich schon aus meiner vorhergehenden Darstellung ergeben hat (vergl. oben p. 263), ist ja die peristaltische Locomotion auch unter den Polychäten allein bei den mit wenig ausgebildeten Podien versehenen, segmentreichen, drehrunden, vorwiegend in Röhren und Galerien eingegraben lebenden, also stark modificirten Arten vorherrschend und nicht etwa bei jenen, welche wohl ausgebildete Podien, eine mässige Segmentzahl, einen mehr vierkantigen Leib, eine relativ mobile Lebensweise aufweisen, und welche man daher als die ursprünglicheren oder typischen Formen anzusehen pflegt. Ganz im Gegensatz zur unbegründeten Vermuthung BOHN's komme ich daher auf Grund zahlreicher Thatsachen zu dem Schlusse, dass sowohl die rein peristaltische als auch die podial-peristaltische Locomotion oder der Kriechgang keinen primitiven, sondern einen secundären in Folge besonderer Adaptation erworbenen Locomotions-Modus darstellen.

Gleiches gilt für die geometroide Locomotion, da sie ja nur vereinzelt bei 2 weit voneinander abstehenden Arten auftritt und überdies in einem Falle an das Vorhandensein von Saugnäpfen und im anderen Falle an dasjenige einer Röhre gebunden ist.

Und Gleiches gilt für die kryptoide Locomotion, da das sich Eingraben im Sande bei Thieren, welche weitaus in den meisten Fällen zugleich noch zu freier Locomotion befähigt sind, unmöglich einen ursprünglichen Zustand darstellen kann, um so weniger, als es sich ja dabei auch noch um sehr verschiedene Modi des Eingrabeactes handelt.

Anders die mastigoide Locomotion oder die peitschenförmige Schwimmbewegung. Sie gehört zu den unter den Anneliden am weitesten verbreiteten Bewegungsweisen und spielt sich in nahezu allen Fällen in gleicher Weise ab. Sie repräsentirt unzweifelhaft einen sehr primitiven Locomotions-Modus, der wahrscheinlich schon viel einfacher organisirten Ascendenten eigen war. Aber wie alt und verbreitet auch dieser Modus sein mag, so haben wir

doch gesehen, dass er mit wenig Ausnahmen nicht als eigentliche Progressivbewegung auftritt, sondern dass er sich in der Regel nur als vorübergehende Flucht- und Abwehrbewegung geltend macht.

Wenn demnach von den in unserer Zusammenstellung unter *D—H* aufgeführten Locomotions-Modis sich vier als adaptive und einer zwar als primitiver, jedoch nicht als für die typische Progressiv-Bewegung der heutigen Anneliden in Betracht kommender erwiesen haben, so muss diese typische Anneliden-Locomotion unter den unter *A—C* als rein undulatorische, rein podiale und podial-undulatorische Locomotion aufgeführten Modis enthalten sein.

Von der rein undulatorischen Locomotion kommt die laterale eben wegen des Vorhandenseins der Podien bei Anneliden nicht vor. Die verticale dagegen findet sich als Schwimmbewegung bei den der Podien ermangelnden Hirudineen und (insofern als die Borsten bei diesem Acte nicht mitwirken) als Fluchtbewegung bei Lumbriciden. Dass wir es in diesen vereinzelt Fällen von verticaler Undulation mit speciellen Anpassungen zu thun haben, ist offenbar; es verhalten sich diese verticalen Undulationen zu den lateralen der übrigen Anneliden ähnlich wie die verticalen Undulationen der Rochen zu den lateralen der übrigen Fische.

Auch die rein podiale Locomotion kommt, eben wegen ihrer Verkettung mit lateraler Undulation, bei Anneliden nicht vor und so bleibt als typische Anneliden-Progressiv-Bewegung nur noch die podial-undulatorische Locomotion der Polychäten übrig.

Ogleich nun die beiden Componenten dieser Locomotion, nämlich die undulatorische und die podiale, bei den heutigen Anneliden innig miteinander verknüpft sind, so musste doch schon in dem der Analyse der Anneliden-Locomotion gewidmeten Kapitel (oben p. 190) nothgedrungen die Frage erörtert werden, welche dieser beiden Componenten als die ursprünglichere anzusehen sei. Es wird dem Leser erinnerlich sein, dass alle Facta, alle Experimente und auch die Logik des Schlussverfahrens zu demselben Ergebnisse führten, nämlich zu dem, dass die undulatorische Componente die ursprünglichere ist, und dass die podiale durchaus von ihr beherrscht wird. Ich werde hier aus dem oben p. 195 enthaltenen und auf p. 200 zusammengefassten Beweisverfahren nur die Hauptpunkte recapituliren, um daran noch einige allgemeine Erörterungen, für welche an citirter Stelle der Einblick in das Thatsachen-Material noch nicht vollständig genug war, anknüpfen zu können.

Am schlagendsten wurde die Unabhängigkeit und Ursprünglichkeit der Undulation ihrer podialen Componenten gegenüber durch das Experiment des Depodiirens illustriert. Exemplare von hierzu geeigneten Arten, wie *Nephtys* und *Nereis*, fahren nach Entfernung der sämtlichen Podien fort, undulatorisch zu schwimmen; nur entsprechend dem Ausfallen der podialen Locomotions-Componente in etwas verlangsamtem Tempo.

Die Abhängigkeit der podialen Locomotion von der undulatorischen documentirt sich



in erster Linie durch die Stellung der Podien; denn diese Stellung ist nicht äqual, sondern opponirt, und dass sie opponirt ist, hat eben lediglich darin seinen Grund, dass nur auf der einen Seite der undulatorischen Bögen, nämlich auf der convexen, überhaupt Raum für den activen Rückschlag der Podien vorhanden ist.

In wie hohem Grade sich das Vorherrschen der Undulation und die Abhängigkeit der podialen Locomotion in der Anneliden-Organisation befestigt hat, geht weiter daraus hervor, dass nicht nur beim Schwimmen, wo sie von Nutzen ist, sondern auch bei der Bewegung auf festem Grunde, wo, wie ich experimentell beweisen konnte, sie so gut wie wirkungslos bleibt, sich die Undulation, wenn auch nur schwach, erhalten hat. Und mit der Undulation hat sich bei diesem sogenannten Schwimmgange auch die opponirte Podien-Stellung erhalten, obwohl bei der Ortsbewegung auf festem Grunde die äquale Stellung am Platze wäre. Ja so sehr steht selbst bei diesen auf festem Grunde sich fortbewegenden Schwimmgängern heute noch die podiale Locomotion unter der Herrschaft der Undulation, dass auch der active Rückschlag auf der convexen Seite der Bögen erhalten geblieben ist, obgleich bei ihrer Fortbewegung der active Rückschlag ganz im Gegentheil auf der concaven Seite der Bögen (wo der Körper nachgezogen wird) einsetzen müsste. Es ist dieser sogenannte »paradoxe Rückschlag« der Schwimmgänger einer der stärksten Beweise dafür, dass sie von Schwimmern abstammen; denn nur unter der Voraussetzung, dass dieser Rückschlag mit der Undulation unauflöslich verknüpft ist und mit ihr vererbt wurde, lässt er sich überhaupt verstehen.

Bei denjenigen Schwimmern unter den Anneliden, bei welchen die undulatorische Componente zurücktritt und die podiale vorwaltet, nämlich bei den heteronereiden Formen von Nereiden und bei den Schwimmknospen von Syllideen handelt es sich nicht um primitive Zustände, sondern um secundäre Errungenschaften. Das geht schon daraus hervor, dass es sich in beiden Fällen um blosse Phasen handelt, dazu bestimmt, die Geschlechtsproducte zu verbreiten, und dass in beiden die Stammformen, nämlich die nicht modificirten *Nereis* einer- und die nicht modificirten *Syllis* andererseits, den typischen Locomotions-Modus aufweisen.

Auch die dauernd pelagischen Alciopiden mit vorwiegend podialer Locomotion repräsentiren, wie oben p. 243 schon gezeigt wurde, keine ursprünglichen Zustände, denn die Kenner der Anneliden sind einig darüber, dass es sich bei jenen durchsichtigen Würmern lediglich um modificirte Phyllodociden handelt.

Die typische Anneliden-Locomotion mit stark vorherrschender Undulation wird demnach unter den heutigen Polychäten nicht etwa durch die vorübergehend oder dauernd pelagisch lebenden Heteronereiden und Alciopiden, sondern durch die (jetzt) vorwiegend versteckt lebenden Arten wie *Nephtys*, *Ophiodromus* etc. repräsentirt.

Das Primitive und Herrschende der lateralen Undulation liegt auch implicite in der Hypothese ausgesprochen, derzufolge zwischen Undulation und Metamerie ein ursächliches Verhältniss besteht. Gleichzeitig und unabhängig voneinander haben E. MEYER und KORSCHULT & HEIDER diesem Gedanken Ausdruck verliehen. Ersterer Autor sagt (90, p. 300):

»Somit würden es also die schlängelnden Schwimmbewegungen der turbellarienartigen Vorfahren der Anneliden gewesen sein — denn nur so können wir uns die schnelle Ortsveränderung eines langen Wurmkörpers im Wasser denken —, welche den Zerfall der beiden ursprünglich einheitlichen, langgestreckten Genitalschläuche in zwei Reihen gleich grosser Folgestücke verursacht haben.«

Und letztere (90, p. 233):

» . . . dass durch terminales Längenwachsthum zunächst eine ungegliederte, langgestreckte Stammform erreicht wurde, worauf der Gesamtkörper durch eine Umordnung der einzelnen Organe gleichzeitig in eine grössere Zahl von Segmenten zerfällt wurde. Diese Annahme stützt sich auf den Gedanken, dass bei der seitlich schlängelnden Bewegung des Körpers und bei der durch die zunehmende Differenzirung bedingten Starrheit der Gewebe die Ausbildung alternirender Regionen grösserer und geringerer Beweglichkeit von beträchtlichem Vortheil für das Individuum war und eine weitere Längenausdehnung des Körpers ermöglichte. Es würde dann die erste Ursache für das Auftreten der metameren Gliederung in der Bewegungsweise und in mechanischen Verhältnissen zu suchen sein.«

Obgleich ich es hier lediglich mit dem Problem der Locomotion und nicht mit dem der Metamerie zu thun habe, so kann ich doch nicht umhin auszusprechen, dass von allen Versuchen, die Entstehung der Metamerie zu erklären, mir dieser der glücklichste zu sein scheint. Was BOHN in seiner mehrfach citirten Mittheilung (01, p. 404—410) dagegen vorgebracht hat, ist durchaus unzutreffend; denn er hat nicht nur die primäre Natur des undulatorischen Locomotions-Modus verkannt, sondern auch, wie ich oben p. 264 schon gezeigt habe, einen entschieden secundären, adaptiven Locomotions-Modus, nämlich den peristaltischen willkürlich als primitiven hingestellt.

Im Hinblick auf die grosse Verbreitung der Undulation möchte ich schliesslich noch darauf hinweisen, dass eine einfache Überlegung das Motiv ihres Zustandekommens und ihren Vortheil für das Schwimmen erkennen lässt. Wenn nämlich die Stammes-Muskulatur, speciell die Längsmuskulatur überhaupt diese Ortsbewegung bewirken oder sich an dieser Ortsbewegung betheiligen soll, so kann es nur durch alternirend einseitige Verkürzung und Wieder-Ausstreckung geschehen; denn beiderseits gleichzeitige Verkürzung und Wieder-Ausstreckung würde ja bei schwebenden Thieren zu keiner ausgiebigen Progressivbewegung führen. Wohl aber sehen wir diese beiderseits gleichzeitige Contraction bei gewissen auf festem Grunde sich fortbewegenden als peristaltische Locomotion oder Kriechgang sei es für sich allein, sei es mit dem Schwimmgange vereinigt sich geltend machen.

## 7. Über das Verhältniss zwischen der Locomotion der Anneliden und der Locomotion einiger anderer Thiere.

Nach der von mir aufgestellten Theorie der Anneliden-Locomotion ist die opponirte Podien-Stellung eine nothwendige Folge der Undulation und umgekehrt müssen daher auch Thiere, welche äquale Podien-Stellung aufweisen, der Undulation entbehren. Im Kreise der Anneliden selbst konnte dieser Gegensatz nicht erwiesen werden, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil äquale Podien-Stellung bei Anneliden überhaupt nicht vorkommt. Denn, wo zwar die Längsmuskulatur nicht alternirend lateral, sondern beiderseits simultan contrahirt wird, wie

bei dem podial-peristaltischen Kriechgange, da verhalten sich die Podien gerade in den der Peristaltik unterworfenen Abschnitten passiv, und, wo wie bei den Lumbriciden, die Peristaltik den Schwimmgang ganz verdrängt hat, da sind die Podien verkümmert, und es fungiren lediglich die Haken als Halt beim Vorschieben und Nachziehen. Überdies ist der peristaltische Locomotions-Modus, wie wir gesehen haben, ein nur bei stark modificirten Arten gut ausgebildeter, also secundärer Modus.

Dieser bei den Anneliden nicht vorkommende Gegensatz findet sich nun aber in einer anderen Thiergruppe verwirklicht, und zwar in jener, welche wohl von den meisten Sachverständigen für die den Anneliden überhaupt am nächsten stehende Thiergruppe gehalten wird, nämlich bei den Myriopoden, wo bei der einen Ordnung, den Chilopoden, die Progressivbewegung unter mehr oder weniger starker Undulation, und bei der anderen, den Diplopoden, ohne solche sich abspielt.

GAUBERT (90, p. 5—7) war es, der einer Beobachtung BAVOUX's zufolge, zuerst constatirte, dass bei den zu den Diplopoden gehörigen *Julus* die Podien jedes Paares simultan, bei dem zu den Chilopoden gehörigen *Lithobius* dagegen (ähnlich wie es CARLET für die Insecten und Arachniden erwiesen habe) alternirend vorgesetzt würden.

Viel eingehender hat sodann ROSSI (01, p. 1—17) die Myriopoden-Locomotion untersucht. In Bezug auf die Diplopoden oder Chilognathen stimmt er mit GAUBERT darin überein, dass die beiderseitigen Podien jedes Paares simultan vorgesetzt werden (dass äquale Podien-Stellung herrscht), erweitert aber unsere Kenntniss dieser Bewegung insofern, als er feststellt, dass nicht einzelne Paare nur, sondern Gruppen solcher von 6—8, je nach den Gattungen, zugleich in Bewegung sind, und dass diese mit in Ruhe befindlichen, aus zahlreicheren Podienpaaren bestehenden Gruppen regelmässig alterniren. In Bezug auf die Chilopoden hingegen kommt er zu einem von GAUBERT abweichenden Resultate, und zwar zu folgendem mit Rossi's eigenen Worten (01, p. 7):

»La locomozione dei Chilopodi è molto più semplice di quella dei Diplopodi. Se si considerano i piedi di uno stesso lato, si vede un' alternanza di movimenti analoga a quella degl' Insetti e degl' Aracnidi; cioè tutti i piedi di ordine dispari si muovono alternamente con quelli di ordine pari, senza alcuna formazione di gruppi o di onde. In tal guisa due piedi vicini convergono in un certo istante pei loro estremi distali, e divergono nell' istante successivo, formando degli angoli col vertice ora rivolto all' esterno, ora verso le pleure.

Considerando invece i due piedi di ciascun zonite, ho veduto ch' essi sono in concordanza di movimento così come nei Diplopodi e diversamente che negl' Insetti e negl' Aracnidi. Ciò però non è facile a constatare, ed io ho dovuto eseguire un lunghissimo e diligente esame prima di venire a siffatta conclusione.«

Demzufolge würde also, nach ROSSI, bei beiden Myriopoden-Gruppen gleicherweise äquale Podien-Stellung herrschen, und der Unterschied nur darauf hinauslaufen, dass bei den Chilopoden die Bewegung der Podien-Paare einzeln aufeinander folgt (vergl. Textfigur 27 p. 192), bei den Diplopoden dagegen in wellenförmig fortschreitenden Gruppen (vergl. Textfigur 28 p. 192).

Noch sei, bevor ich weiter gehe, aus dem interessanten, »Agilità nella progressione« überschriebenen Kapitel aus Rossi's Studie der folgende Satz hervorgehoben:



»È noto che i Diplopodi sono lenti nella loro progressione, sicchè potrebbero dirsi tardigradi, mentre i Chilopodi sono molto svelti e meriterebbero il nome di corridori. Può aggiungersi a ciò che gli uni mantengono dritto il loro corpo o appena lo incurvano ad arco, mentre gli altri, correndo, assumono delle forme sinuose, variabili in ogni istante, a mo' di una S.«

Was für mein Problem in den citirten Worten von Bedeutung ist, das besteht in dem Constatiren der Thatsache, dass die Chilopoden während ihrer Progressivbewegung unduliren, die Diplopoden dagegen nicht.

In Anbetracht des zwischen den Angaben von GAUBERT und ROSSI in Bezug auf die Locomotion der Chilopoden herrschenden Widerstreites war es mir nun sehr erwünscht, dass LANKESTER in seiner bereits erwähnten Abhandlung auch die Myriopoden mit Wort und Bild berücksichtigt. Ohne wie es scheint die Arbeiten von GAUBERT und ROSSI gekannt zu haben, constatirt auch er (vergleiche mein ausführliches Citat am Schlusse dieses Kapitels p. 276), dass die Diplopoden die Beinpaare simultan und identisch hin und her bewegen, dass also bei ihnen äquale Podienstellung herrscht, ferner dass ihr stark chitinisirter Leib die Progressivbewegung nicht mit Undulationen begleitet, sondern ganz gerade bleibt, endlich hat er auch in Übereinstimmung mit ROSSI erkannt und abgebildet, dass die Podien nicht einzeln, sondern in Gruppen ihre Phasen durchlaufen, und zwar umfassen bei dem von ihm studirten *Archispirostreptus* die »Schwing-Gruppen«, wie er sie nennt, je 8 Podien-Paare.

Im Gegensatze zu ROSSI und in Übereinstimmung mit GAUBERT betont aber LANKESTER, dass bei den Chilopoden (speciell bei *Scolopendra*) sich die beiderseitigen Podien eines Segmentes nicht in identischer, sondern in antagonistischer Phase bewegen, dass also bei ihnen opponirte Podien-Stellung herrscht. Weiter fand er, was seinen Vorgängern ganz entgangen, dass auch bei den Chilopoden die Podien in Gruppen ihre Phasen durchlaufen, und dass bei *Scolopendra* die »Schwing-Gruppen« je 3 Podienpaare umfassen, also nach meiner Terminologie, dass *Scolopendra* mit Gruppen von je 3 Podien-Paaren paddelt (vergl. Textfigur 26 p. 192). Endlich hebt er noch hervor, dass das ganze Locomotions-Phänomen dieses Chilopoden durch die lateralen Undulationen des Körpers stark modificirt werde.

Es ergibt sich also hieraus, dass ganz im Einklange mit der von mir für die Anneliden aufgestellten Theorie bei den stark undulirenden Chilopoden opponirte und bei den nicht undulirenden Diplopoden äquale Stellung der Podien herrscht.

Speciell in Bezug auf die Myriopoden sagt LANKESTER noch am Schlusse seiner Arbeit (04, p. 581):

»It seems to me probable that the condition presented by the Centipede is a much higher development than that seen in the Millipede, and implies a unilateral differentiation of muscles and nerves which is far from primitive. It may, I think, be reckoned as one of the characters tending to separate the Diplopoda or Prosthogonophora altogether from association with the Chilopods.«

Dass ich mit der in diesem Satze ausgesprochenen Ansicht, derzufolge nicht die mit Undulation einhergehende opponirte Podien-Stellung der Chilopoden, sondern die ohne Undulation sich vollziehende äquale Podien-Stellung der Diplopoden den primitiveren Locomotions-Modus repräsentiren soll, nicht einverstanden sein kann, ergibt sich aus allem Vorher-

gehenden, das ja gewissermaassen Eine lange Beweiskette des Gegentheils bildet. Indessen nicht über die Frage, welche Podien-Stellung als die primitivere anzusehen sei, will ich hier discutiren, das soll erst am Schlusse dieses Kapitels unter Berücksichtigung von LANKESTER's Gesamtangaben geschehen, hier soll, und zwar eben um dort als Material dienen zu können, die Frage gestellt werden, welche der beiden Myriopoden-Gruppen ganz abgesehen von ihrem Locomotions-Modus als die ursprünglichere erscheint.

Auf der einen Seite (Diplopoden) träge, inoffensive, meist unter Steinen zusammengerollt nistende, in Folge von im Integument abgelagerten Kalksalzen keiner seitlichen Biegungen fähige, mit kurzen medio-ventral eingelassenen, stummelförmigen Podien und gering ausgebildeter Muskulatur versehene Geschöpfe; auf der anderen Seite (Chilopoden) mobile, räuberisch lebende, äusserst flexible, mit wohl ausgebildeten Podien und ebensolchen Muskeln versehene. Mir scheint, es kann da kein Zweifel darüber walten, dass letztere den ursprünglicheren und erstere den modificirten Typus repräsentiren, dass zwischen den Chilopoden und den Diplopoden etwa ein ähnliches Verhältniss besteht, wie zwischen Polychäten und Oligochäten oder Oligochäten und Hirudineen.

Noch eine Arthropoden-Gruppe gibt es, von welcher lange schon bekannt ist, dass ihre Podien nicht simultan, sondern alternirend vorgesetzt werden, ich meine den sogenannten tripoden Gang der Hexapoden.

Nach DEMOOR, dem wir die letzte genauere Analyse dieses Locomotions-Modus zu verdanken haben (91a, p. 567—605), wurde der tripode Gang der Insecten in ziemlich übereinstimmender Weise durch WEISS, JOH. MÜLLER, GRABER und CARLET festgestellt. DEMOOR selbst schildert auf Grund seiner Beobachtungen die Combination der Podien-Bewegungen l. c. p. 588 folgendermaassen:

»Dans la marche régulière, les pattes antérieure et postérieure d'un côté et la patte moyenne du côté opposé agissent ensemble. Les mouvements simultanés de ces trois pattes constituent un pas. Pendant qu'un système de trois pattes se trouve sur le sol, et que ces trois membres accomplissent respectivement les différents mouvements analysés dans les chapitres précédents, les trois autres membres, formant le deuxième système, sont au soutien et se projettent en avant . . . .« »Et on trouve alors que quelle que soit la vitesse avec laquelle se meut l'hexapode, les mouvements restent constants. L'insecte n'a qu'une forme de progression terrestre: la marche . . . .« »la marche par le système que nous nommerons: double trépied.«

GRABER, der vor DEMOOR wohl den Insecten-Gang am sorgfältigsten studirt hat, sagt, nachdem er die Bewegungen der einzelnen Beine geschildert, über den Totaleffect dieser Bewegungen, also über den Gang (77 I, p. 169) Folgendes:

»Im Gegensatz zu den Raupen und vielen anderen Kriechthieren, die ihre Beine, und zwar gezwungen durch die wurmartige Contractionsweise des Hautmuskelschlauches, paarweise von hinten nach vorne in Action setzen, bewegen sich die Beine der ausgewachsenen Kerfe in umgekehrter Richtung und keineswegs paarweise, sondern abwechselnd, oder besser gesagt in diagonalen Richtung, wie wir Solches auch beim Gange der meisten Säuger beobachten. . . . Man kann die Kerfe nach der Art, wie sie ihre Beine füreinander setzen, doppelte Dreifüsse nennen. Es werden nämlich immer je 3 Beine gleichzeitig oder doch fast gleichzeitig in Bewegung gesetzt, während die übrigen inzwischen den Körper stützen, worauf sie ihre Rolle vertauschen.«

Man sieht wie in Bezug auf den für uns hier wesentlichen Punkt, in Bezug nämlich auf die opponirte Stellung der Podien, zwischen DEMOOR und GRABER vollständige Übereinstimmung herrscht, und auch CARLET's Darstellung deckt sich damit. Dieser schloss nämlich seine Ausführungen (79, p. 1124) mit den Worten:

»En résumé, la marche des insectes peut être représentée par trois hommes (bipèdes) placés l'un derrière l'autre et marchant très rapidement, le premier et le dernier allant au pas, celui du milieu ayant changé avec eux. De même la marche des arachnides est figurée par quatre bipèdes se suivant, et allant ceux de rang pair du même pas et ceux de rang impair du pas contraire.«

Man kann nun aber dieses Marsch-Bild für beide Fälle viel einfacher dadurch zum Ausdruck bringen, dass man sagt: die Podien werden so gesetzt, wie wenn eine Reihe von Menschen »ausser Schritt« marschiren. Und eben durch dieses Bild habe ich auch oben p. 193, wo die Locomotion der Anneliden analysirt wurde, eine Gangart dieser Thiergruppe zu veranschaulichen gesucht, und zwar die, wo consecutive Podien-Paare alternirend schlagen, wo also opponirte Podien-Stellung herrscht, oder, wie ich es auch ausdrückte, wo einzelne Podien-Paare paddeln.

Sowohl GRABER als auch CARLET haben den tripoden Gang der Insecten durch Schemata illustriert, welche in die von mir für die Anneliden-Locomotion gewählte Schemenform übertragen, durchaus identisch mit demjenigen sich erweisen, welches das Paddeln einzelner Podien veranschaulicht (vergl. Textfigur 31 und 32), mit dem Unterschiede natürlich, dass im einen Falle constant 3, im anderen Falle eine je nach Arten wechselnde Mehrzahl von Podien paddeln.

Dürfen wir nun, gestützt auf all Das, die opponirte Stellung der Insecten-Podien als ein von den Anneliden überkommenes Erbstück betrachten? dürfen wir den tripoden Gang der einen als eine Modification des Schwimmganges der anderen ansehen?

Für die Beantwortung dieser Frage kommt noch ein wichtiger Factor in Betracht. Nach meiner Theorie ist die opponirte Podien-Stellung eine nothwendige Folge der Undulation; wenn demzufolge bei jedem mit Podien ausgerüsteten undulirenden Thiere die Podien opponirt stehen müssen, so muss auch umgekehrt bei jedem Thiere, wo opponirte Podien-Stellung herrscht, Undulation vorhanden oder vorhanden gewesen sein. Dass dieser Rück-

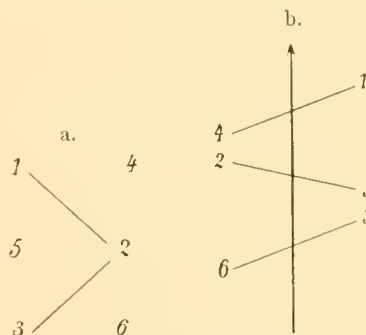


Fig. 31. Schematische Darstellung des tripoden Insectenganges.

a. Schema nach CARLET (79, p. 1124).

b. CARLET's Schema in die von mir für Anneliden angewandte Form übertragen. Das Schema entspricht dem der opponirten Podien-Stellung, und zwar der beim Paddeln einzelner Podien-Paare. Vergl. Textfigur 25, p. 192.



Fig. 32. Beinfährten von *Nereophorus respillo*. Nat. Grösse. Copie aus GRABER (77, p. 171).



schluss für die Anneliden und die Chilopoden durchaus bündig ist, haben wir gesehen; wie verhalten sich nun in Bezug darauf die Insecten?

Vor Allem ist zu erwägen, dass wenn hier Undulation überhaupt in Betracht kommt, es sich nur um eine sehr geringfügige handeln kann, da ja nur 3 Beinpaare vorhanden sind. Schon bei den Anneliden haben wir gesehen, wie in dem Maasse als ihre paddelnden Podien-Gruppen an Zahl abnehmen, und sich dementsprechend die undulatorischen Bögen verkürzen und abflachen, auch die Undulation zurücktritt. Sodann ist zu erwägen, dass der Undulation thatsächlich eine Zickzacklinie zu Grunde liegt, welche durch das alternirende Spannen und Entspannen der beiderseitigen Muskelbögen entsteht, und dass diese Linie nur da, wo sie sich aus langen Bögen von grosser Amplitude und rascher Schwingung zusammensetzt, wie bei den guten Schwimmern, unserem Auge als abgerundete und stark ausgesprochene Wellenlinie erscheint. Und nach dieser Vorbemerkung wollen wir nun zusehen, was von Insecten in diesem Betreffe bekannt geworden ist.

GRABER sagt in seinem bereits citirten Opus über die Insecten (77 I, p. 172):

»Daraus, dass der Rumpf der Kerfe auf seinen beiden Seiten abwechselnd von zwei Beinen und von einem getragen wird, lässt sich schon a priori schliessen, dass er während des Ganges bald nach rechts bald nach links sich neigt, und dass auch die Bahn, welche ein bestimmter Punkt desselben zurücklegt, keine geradlinige sein kann. Und dies ist sie auch in der That nicht. Bei manchen Kerfen, z. B. *Trichodes*, *Meloë* u. s. w., die während des Laufes ihre Hinterleibsspitze nahe dem Boden bringen, oder denselben ganz berühren, erhält man durch Bemalung derselben oft eine ausgezeichnet regelmässige Kurve, die einer sog. Sinuslinie (Fig. 119) nahe kommt.

Und DEMOOR (91 a, p. 594) schliesst seine auf den gleichen Punkt gerichteten Darlegungen mit den Worten:

»L'extrémité abdominale décrit, en conséquence, une serpentine dont les positions en dehors de la normale correspondent aux levées des pattes postérieures.«



Fig. 33. Gangspuren und Sinuslinie von *Trichodes*. Nat. Grösse. Copie aus GRABER (77, p. 173).

Ich bringe hierneben die Figur zum Abdruck, welche GRABER den von ihm im Citate genannten *Trichodes* während der Progressivbewegung mit der bemalten Schwanzspitze aufzeichnen liess; es ist eine Wellenlinie ähnlich jener, durch welche ich in Textfigur 30, p. 197 den Schwimmgang der Anneliden gekennzeichnet habe.

Man könnte nun gegen diese Vergleichung geltend machen, dass die Undulation der Anneliden lediglich durch die rhythmisch abwechselnden Contractionen und Expansionen der Stammes-Längsmuskulatur, jene der in der Regel von mehr oder weniger starren Wandungen bedeckten Insecten dagegen lediglich durch die eigenthümliche (opponirte) Stellung der Podien verursacht wird. Dieser Einwand könnte um so gerechtfertigter erscheinen, als ich selbst ja oben p. 204 gezeigt habe, wie auch depodiirte Polychäten noch zu unduliren fortfahren, wie also bei ihnen die undulatorische Componente von der podialen durchaus unabhängig ist.

Aber ich habe oben p. 195 auch gezeigt, dass nicht umgekehrt etwa auch die podiale Componente von der undulatorischen unabhängig ist, dass im Gegentheil die opponirte Podien-Stellung

eine nothwendige Folge der Undulation darstellt. Und eben gestützt darauf lässt sich die bei der Progressivbewegung der Insecten zum Vorscheine kommende Wellenlinie auf eine Undulation des ursprünglich weichen Stammes zurückführen. Es handelt sich nämlich dabei um eine Rückwirkung, deren Zustandekommen wir uns folgendermaassen vorzustellen haben. Die ursprüngliche Undulation des Stammes ist die Ursache der opponirten Podien-Stellung. Diese ursprüngliche undulatorische Locomotions-Componente des Stammes drückt der von ihr beherrschten podialen ihren Stempel auf, und ist dies einmal geschehen, so kann oder muss auch selbst beim Ausfall der ersteren die letztere (die podiale) allein die undulatorische Bewegung zum Ausdruck bringen. Mit anderen Worten: die Thatsache, dass sich die bei opponirter Podien-Stellung erfolgende Locomotion des mehr oder minder starren Insectenleibes in Form einer Wellenlinie projecirt, erklärt sich daraus, dass dieser Insectenleib ursprünglich selbst undulirte. Man kann sich die Art dieser Rückwirkung durch ähnliche in Maschinen z. B. im Telephon sich vollziehende veranschaulichen: im einem Falle ruft die Stimme des Menschen Undulationen in einer Membran hervor, und diese Membran reproducirt unter Ausschluss des Menschen seine Stimme; im anderen Falle ruft die Undulation der Stammes-Längsmuskulatur Locomotion durch opponirte Stellung der Podien hervor und diese Locomotion reproducirt unter Ausschluss der Längsmuskulatur die Undulation.

Bei Anneliden konnte ich durch Entfernung der Podien zwar die podiale Locomotions-Componente ausschalten, so dass die undulatorische des Stammes rein zum Ausdruck kam; aber das Experiment konnte nicht auch umgekehrt angestellt werden, das heisst es war nicht möglich, die Stammes-Undulation unter Fortdauer der podialen Locomotion zu eliminiren. Dieses bei Anneliden unmögliche Experiment hat nun aber die Natur an den Insecten durch deren Bedeckung mit mehr oder weniger starren Wandungen angestellt. Und wir lernen daraus, dass auch nach Ausfall der ursprünglichen undulatorischen Bewegung des Stammes die von ihr beherrschte und nach ihr gemodelte podiale für sich allein die Undulation reproduciren kann, allerdings im Vergleiche mit der intensiven ursprünglichen nur schwach, wie es eben einer Rückwirkung entspricht.

In Bezug auf das Locomotions-Problem der Insecten wäre natürlich eine genaue Kenntniss vom Locomotions-Modus ihrer Larven sehr erwünscht. Leider ist aber nur wenig darüber bekannt geworden, und das Wenige betrifft überdies die am wenigsten typisch sich verhaltenden Larven, nämlich die Raupen der Lepidopteren.

In Bezug auf diese schrieb vor bald zwei Jahrzehnten CARLET (SSa, p. 131):

»Dans une note déjà ancienne, j'ai décrit le mode typique de locomotion des Insectes et Arachnides. Aujourd'hui, j'ai l'honneur de communiquer à l'Académie le résultat des mes observations sur la locomotion des Chenilles, résultat qui aura pour but, non seulement de faire connaître ce mode de locomotion, mais encore de supprimer une erreur classique. Il est règle, en effet, d'admettre que, dans la locomotion terrestre, deux pattes d'une même paire ne se meuvent jamais simultanément; or les observations que je viens de faire sur les Chenilles donnent un démenti formel à cette manière de voir . . . .«

Ferner l. c. p. 132:

»Si l'on prend une Chenille ordinaire, c'est à dire une Chenille a huit paires de pattes et qu'on la fasse marcher sur le plat d'une règle à dessin, maintenue à la hauteur de l'œil, on voit que les deux pattes d'une même paire se soulèvent toujours en même temps.«

Diese von CARLET so nachdrücklich betonte Beobachtung war nun aber keineswegs so neu, wie er meinte; denn wie aus dem oben p. 270 abgedruckten Citat aus GRABER's »Insecten« hervorgeht, war diesem ein Jahrzehnt vorher schon bekannt, dass, im Gegensatze zu den Kerfen, die Raupen und viele andere Kriechthiere ihre Beine paarweise von hinten nach vorne in Action setzen, und zwar, wie GRABER bezeichnender Weise hinzusetzt: »gezwungen durch die wurmartige Contractionsweise des Hautmuskelschlauches«.

In der That beruht die Progressivbewegung der Raupen theilweise auf podialer Peristaltik (Kriechgang), theilweise auf spannerraupen-ähnlicher oder, wie ich sie genannt habe, auf geometroider Locomotion. Für diese beiden Locomotions-Modi habe ich aber nachgewiesen (vergl. oben p. 264), dass sie nur bei stark modificirten Arten vorkommen, also keine ursprünglichen Modi darstellen. Und dies trifft auch hier zu; denn es kann ja keinem Zweifel unterliegen, dass wir es bei den Metamorphosen der Lepidopteren mit secundären Er rungenschaften zu thun haben.

Überdies verdanke ich Prof. P. MAYER die Mittheilung, dass sich die Larven der keiner Metamorphose unterworfenen Insecten ganz allgemein ebenso wie ihre Imagines im tripoden Gange, also mit opponirter Podien-Stellung bewegen. Es ist wichtig dies zu constatiren, weil gestützt auf die oben citirte Abhandlung CARLET's und bei dem Mangel anderer Litteratur, das einseitige Verhalten der Raupen als das für die Insectenlarven typische hingestellt worden ist, so von ROSSI, der dieses Verhalten als eine Stütze der von ihm vertretenen äqualen Podien-Stellung der Chilopoden benutzt hat. Er schliesst nämlich seine oben p. 268 bereits besprochene Abhandlung mit den Worten:

»Si noti però che una tale simultaneità, che manca negl' Insetti adulti, è stata notata dal CARLET nelle loro larve.«

Wie die Progressivbewegung der Insecten, so soll nach CARLET (79, p. 1124) auch die der Arachniden in opponirter Podien-Stellung stattfinden. CARLET braucht für ihre Locomotion das oben p. 271 schon citirte Bild, welches gleicherweise den Schwimmgang der Polychäten illustriert. DEMOOR hat nun aber (91a, p. 598, vergleiche auch MAREY 93, p. 266) auf Grund seiner hauptsächlich an Scorpionen angestellten Untersuchungen die Richtigkeit von CARLET's Darstellung bestritten. Ich gehe daher auf diese Thiergruppe nicht weiter ein.

Eben so wenig berücksichtige ich die Crustaceen. Es existiren zwar gerade über die Locomotion dieser Thiergruppe sehr eingehende neuere Arbeiten von DEMOOR (91b, p. 477 bis 502) und von LIST 95a, p. 380—440 und 95b, p. 74—168); aber über die Frage, auf die es speciell mir ankommt, nämlich über die Stellung der Podien, befinden sich diese Autoren nicht ganz in Übereinstimmung. Überdies handelt es sich lediglich um Vertreter der höchst entwickelten Crustaceen-Gruppe, der Decapoden, wogegen für einen Vergleich mit der Anneliden-Locomotion im Gegentheil Beobachtungen über die niederen Gruppen mit zahlreichen, homonomen Segmenten erwünscht wären.



Endlich werde ich, weil es mich viel zu weit führen würde, auch auf die Vertebraten nicht näher eingehen, obgleich gerade bei ihnen Undulation und opponirte Stellung der Extremitäten weit verbreitet vorkommt, ja in gewissen Gruppen, so bei Eidechsen und Salamandern (vergl. CARLET 88b, p. 562 und MAREY 93, p. 261) Undulation und opponirte Stellung der Extremitäten derart miteinander verkettet sind, dass ihr Gang vollständig mit dem Schwimmgange übereinstimmt. (Dass die Locomotion der Fische in erster Linie auf Undulation beruht, hat in sehr eingehender Weise STRASSER [82] nachgewiesen.) Dagegen darf ich nicht unterlassen, noch derjenigen Thierfamilie zu gedenken, von der vielfach angenommen wird, dass sie ein Bindeglied zwischen Anneliden und Arthropoden darstelle und deren Locomotion daher in ganz besonderer Weise unser Interesse erwecken muss, nämlich der Peripatiden.

LANKESTER (04, p. 579) hat durch Wort und Bild die Stellung der Podien bei der Progressivbewegung dieser problematischen Geschöpfe so klar dargelegt, dass man über ihren Locomotions-Modus keinen Augenblick im Zweifel bleiben kann: *Peripatus* setzt die Podien eines gegebenen Paares nicht alternirend, sondern simultan vor und zurück, es herrscht also äquale Stellung der Podien ähnlich wie bei den Diplopoden, nur mit dem Unterschiede, dass bei den letzteren die Podien gruppenweise mehr oder weniger gleichzeitig den Vor- und Rückschlag ausführen, bei dem ersteren dagegen jedes Paar für sich schlägt (vergl. Textfiguren 27 und 28 p. 192).

Aus der oben p. 262 gegebenen Zusammenstellung der verschiedenen Locomotions-Modi geht hervor, dass von allen untersuchten Thieren allein *Peripatus* und die Diplopoden diese äquale Podien-Stellung aufweisen, dass höchstens noch die Raupen in Betracht kommen können, wenn man nämlich von der Complication absieht, welche gleichzeitige Peristaltik und geometroide Bewegungen bei ihnen geschaffen haben. Der von mir vertretenen Theorie zufolge ist die opponirte Stellung der Podien eine nothwendige Folge der Undulation. Ist nun aber diese Theorie richtig, so darf auch umgekehrt bei äqualer Stellung der Podien keine Undulation sich geltend machen. Bei Besprechung der Diplopoden konnte dieser die Theorie auf die Probe stellende Rückschluss aus dem Grunde nicht angestellt werden, weil ihr durch Kalksalze imprägnirtes Integument, sowie die Art der Zusammenfügung ihrer Segmente seitliche Rumpfbewegungen überhaupt nicht (oder nicht mehr?) zulassen. *Peripatus* dagegen ist weichhäutig und starker seitlicher Biegungen fähig, und *Peripatus* zeigt trotzdem keine Spur von Undulation.

Ist nun aber *Peripatus* in dieser Hinsicht geeignet, die Theorie zu stützen, so bietet er ihr doch andererseits auch eine Schwierigkeit. Die Undulation und die damit verbundene opponirte Stellung der Podien ist der Locomotions-Modus der typischen Polychäten, also auch der ursprünglichste Locomotions-Modus gegliederter Thiere. *Peripatus* wird vielfach für ein zwischen Anneliden und Arthropoden vermittelndes Thier gehalten. Wie kommt es nun, dass zwar die Chilopoden sich noch in der typischen podial-undulatorischen Polychäten-Locomotion bethätigen, ja selbst die Insecten noch Anklänge daran erkennen lassen, aber *Peripatus* davon keine Spur mehr aufweist?

Ich erkläre mir die Sache in folgender Weise. *Peripatus* repräsentirt in Anbetracht, dass er typische Anneliden- und Arthropoden-Charaktere in sich vereinigt, unzweifelhaft ein primitives, einst wohl formenreicheres Bindeglied; er repräsentirt es, ist aber nicht mehr mit ihm identisch. Denn unbeschadet der in seiner Organisation bewahrt gebliebenen primitiven, gruppenvermittelnden Charaktere ist er selbst, und zwar hauptsächlich was seine Lebensweise und die damit so innig verknüpfte Locomotion betrifft, ein stark modificirtes Geschöpf. Ähnlich etwa wie *Amphioxus*, von dem, für wie primitiv auch gewisse seiner Organisations-Verhältnisse gehalten werden mögen, doch Niemand behaupten wird, dass sein der Extremitäten entbehrender Leib und seine vorwiegend kryptoide Locomotion ursprüngliche Eigenschaften darstellen. Vergleicht man die bekrallten, plumpen Podien von *Peripatus* mit den schlanken, flink-beweglichen Podien typischer Polychäten oder gar mit den gegliederten Beinen von Chilopoden, so erhält man den Eindruck des Rückgebildeten. *Peripatus* hat auch eine verächtliche Ähnlichkeit mit Raupen, und es sollte mich nicht wundern, wenn ein wiederholtes Studium seiner Locomotion ergäbe, dass auch sie nicht rein äqual, sondern mit Peristaltik verknüpft ablaufe, dass also der *Peripatus*-Gang dem Kriechgang sich anschliesse. Endlich ist noch zu erwägen, dass zwar gewisse Locomotions-Verhältnisse, wie z. B. der Nexus zwischen Undulation und opponirter Podien-Stellung, sich als sehr zäh inhärirende, andere dagegen als der Adaptation leicht zugängliche erwiesen haben. Sahen wir doch, dass selbst im Kreise der Anneliden die podial-undulatorische Locomotion durch die secundär erworbene podial-peristaltische oder durch die peristaltisch-geometroide, wie sie Oligochäten und Hirudineen aufweisen, verdrängt werden kann. Ja selbst bei stark modificirten Polychäten kann der Schwimmgang durch den peristaltischen Kriechgang nahezu verdrängt werden.

Ich betrachte nach alledem die unter äqualer Stellung der Podien erfolgende Locomotion von *Peripatus* als einen secundär erworbenen Locomotions-Modus, als einen ebenso secundär erworbenen wie den der Diplopoden und den der Raupen.

Mit dem zwischen äqualer und opponirter Podien-Stellung herrschenden Verhältnisse sowie mit der eventuell zwischen Undulation und opponirter Podien-Stellung herrschenden Beziehung hat sich vor mir schon ein Forscher, nämlich LANKESTER (04, p. 577—582) offenbar intensiv beschäftigt, und wäre LANKESTER nicht in dem fatalen Irrthume befangen gewesen, dass bei den Polychäten allgemein äquale Podien-Stellung herrsche, so hätte er seiner ganzen Darstellung nach zu dem von mir hier vertretenen Schlusse kommen müssen, nämlich zu dem Schlusse, dass der undulatorisch-podiale Locomotions-Modus der primäre Modus, und dass die opponirte Stellung der Podien eine nothwendige Folge der Undulation sei. Ich weiss diese Supposition nicht besser zu begründen und vermag diesem Forscher nicht besser gerecht zu werden, als dass ich in extenso die betreffende Stelle (auf die schon im Vorhergehenden verwiesen wurde) zum Abdruck bringe. LANKESTER sagt l. c. p. 579:

„The most important fact which the drawings here published show is that in *Peripatus* and the Millipede

the limbs on opposite sides of the body, which are morphologically related as 'pairs' are always in the same phase of fore-and-aft swing; they move together and identically. On the other hand in the Centipede the pairs or opposite limbs on a segment are in phases, which are the extreme opposites in the series of positions through which the limb swings.

Further, it is to be noted in connection with this that the strongly chitinated body of the Millipede takes no part by serpentine movement in the locomotory process; it remains perfectly straight. So, too, the soft body of *Peripatus* — though it is frequently bent and turned on itself, and may be more or less elongated and contracted at various intervals, yet does not contribute by any serpentine 'stroke' to the process of locomotion. On the other hand the Centipede's locomotion is very largely effected by a powerful lateral undulation of the body — groups of three segments being alternately slightly tilted by muscular contraction first on one side and then on the other.

In the case of the Centipede, as already noted, this serpentine rhythmic movement of the body is accompanied by an opposition in the phase of the swing movements of those legs which are paired with one another in a single segment, and a special kind of leg and body movement is the result, with which the special forms of leg rhythm producing locomotion in other highly-developed Arthropoda (including the tripod action in Hexapoda) might be compared with a view to a mechanical explanation of their genesis.

On the other hand it is worth calling to mind that in some of the large marine Chætopoda, viz. in *Nephtys* and *Nereis* (very few observations on the subject have been recorded) the process of locomotion (when it takes the form of swimming) is very definitely assisted by a powerful serpentine movement of the whole body left and right, whilst the parapodia exhibit a very rapid (far more rapid than in terrestrial walking Arthropods) swinging action, the phases of which are identical in the paired appendages of either side of a segment and not antagonistic in spite of the lateral undulation of the body.«

## f. Locomotion und Innervation.

Während bei den meisten Polychäten die Längsmuskulatur des Stammes in Form von 4 mächtigen dorso- und ventro-lateral gelegenen Strängen in das Cölom vorspringt, verlaufen diese Stränge bei *Ich.* in ihre einzelnen Bündel aufgelöst, flächenhaft, gitterförmig nebeneinander geordnet und dorsal sowie ventral innig der Haut angeschmiegt. In Folge dieser Anordnung und dank der geringen Ausbildung der Ringmuskulatur sowie der grossen Durchsichtigkeit des ganzen Hautmuskelschlauches gelang der Nachweis einer im Vergleich mit der bisher bekannt gewesenen überraschend vielseitig ausgebildeten Podium-Muskulatur.

Ebenso günstig hat sich aber diese flächenhafte Entfaltung der Längsmuskulatur nebst der Transparenz des Hautmuskelschlauches in Bezug auf die Untersuchung wenigstens eines Theiles, und zwar gerade des podialen Theiles, des Nervensystems erwiesen. War es doch möglich, schon am lebensfrischen Thiere einen sensiblen Nerven continuirlich von seinen podialen Tango- und Kymoreceptoren aus durch die Podganglien hindurch bis in die Bauchstrangganglien hinein zu verfolgen. Ebenfalls am lebenden Thiere konnten ferner in jedem Segmente aus den Bauchstrangganglien hervorbrechende Büschel freier, keulenförmiger, unter der Haut endigender Nerven nachgewiesen werden, Tangoreceptoren, welche in morphologischem Sinne als Ventralorgane bezeichnet wurden. In Bezug auf alles das muss ich aber auf die



Abschnitte Nervensystem p. 106—119 und Sinnesorgane p. 120—128, insbesondere auf das Kapitel über das podiale Nervensystem p. 95—100 verweisen.

Im Nachfolgenden werde ich die Innervation der verschiedenen Locomotionsmodi in's Auge fassen und mich dabei, so weit als sie reichen, auf die nicht nur bei *Ich.*, sondern auch bei anderen Anneliden festgestellten Thatsachen stützen. Leider reichen diese aber lange nicht weit genug, so dass es sich in den meisten Fällen nicht so sehr darum handeln wird, Probleme zu lösen, als vielmehr darum, Probleme zu stellen; aber auch die scharfe Fassung des Problems ist in einem noch so wenig bebauten und schwierig zu bebauenden Felde wie diesem eine wie ich glaube nothwendige Vorarbeit.

## α. Podiale Locomotion.

Aus meinen im Vorhergehenden p. 200—260 mitgetheilten Beobachtungen und Versuchen hat sich ergeben, dass viele Polychäten, welchen der Kopf oder auch der Kopf nebst einer Anzahl vorderster Segmente recidirt worden war, fortfahren, ihre Locomotion ganz so wie intacte auszuführen; nur die Fähigkeit der Orientirung ist aufgehoben, und eine oft lange anhaltende Unruhe manifestirt sich. Daraus wurde geschlossen, dass zwar der Kopf mittels seiner Receptoren als ein orientirender und mittels des Gehirnes als ein die Reflexthätigkeit der Segmente regulirender Factor in Betracht komme, dass er aber auf den Locomotions-Vorgang als solchen keinerlei Einfluss ausüben könne.

Weiter hat sich ergeben, dass bei vielen Arten nicht nur decapitirte Exemplare, sondern auch beliebige Stücke von Thieren, wenn nur ihre Segmentzahl nicht unter die für die Ausübung des entsprechenden Locomotionsmodus überhaupt nöthige Zahl herabrückt, fortfahren können, ganz ebenso die Locomotion auszuführen, wie sie das vorher als Theile des Ganzen thaten. Endlich hat sich auch ergeben, dass die Locomotion bei den intacten Würmern zwar in der Regel vorn oder hinten einsetzt, dass aber dieses Einsetzen oder die Initialbewegung in den meisten Fällen ebenso von jedem beliebigen anderen Punkte des Körpers ausgehen und sich von da sowohl rostrad, als auch caudad fortpflanzen könne.

Alle diese Thatsachen drängen aber zu dem Schlusse, dass bei unseren aus einer meist grossen Zahl gleichartiger Segmente zusammengesetzten Würmern ein jedes dieser Segmente darauf eingerichtet sein muss, Locomotion auslösende Reize zu recipiren und diese Reize, resp. die die Locomotion auslösenden Erregungen sowohl rostrad als auch caudad, und zwar auf beiden Körperseiten fortzuleiten.

Mit diesem logischen Desiderate stehen nun die an *Ich.* gemachten Befunde in guter Harmonie. Denn es gelang ja der Nachweis, dass in jedem Segmente der Dorsalcirrus mit Kymoreceptoren und der Ventralcirrus mit Tangoreceptoren ausgerüstet ist, mit Receptoren, welche sich unmittelbar in Nerven fortsetzen, ja eigentlich lediglich Anschwellungen dieser Nerven darstellen, dass ferner diese durch ihre Markhaltigkeit ausgezeichneten Nerven, nachdem sie die dorsalen und ventralen Podganglien passirt haben und zum 3. oder sensiblen Seiten-

nerven verschmolzen sind, in die sensorische Stelle des Hauptganglions sowie in das Nebenganglion eindringen, um sich da im Bereiche der grossen Ganglienzellen aufzusplittern. Ferner wurde nachgewiesen, dass aus dem Neuropil jedes Hauptganglions der im Gegensatze zum vorigen aus marklosen Fibrillen bestehende 2. oder motorische Seitennerv entspringt und jedenfalls mit dem grössten Theile seiner Fasermasse in den Bereich des Parapodiums und Chätopodiums zieht, um da fächerförmig auszustrahlen. Es musste zwar unentschieden bleiben, wie dieser motorische Nerv an dieser Stelle die einzelnen Parapod- und Chätopod-Muskeln innerviert, die Hauptsache aber, der im gegebenen Podium die Locomotion vermittelnde Reflexbogen, ist nachgewiesen. Wir können verstehen, wie auf einen adäquaten Reiz hin das Podium in Vor- resp. in Rückschlag versetzt, gehoben oder gesenkt wird.

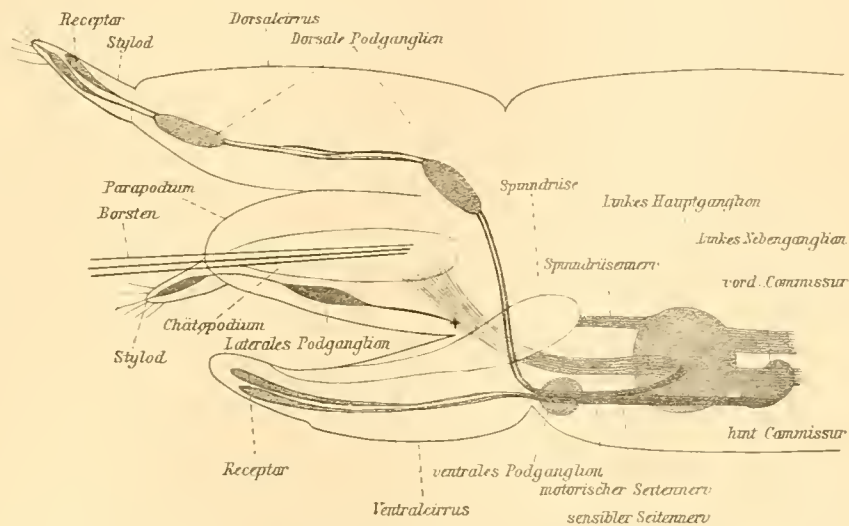


Fig. 34. Schema des podialen Nervensystems auf einen Querschnitt projicirt. Zusammenhang der Nerven bei  $\dagger$  mit dem übrigen sensorischen Systeme nicht nachzuweisen.

Für das harmonische Zusammenwirken der beiderseitigen Reflexbögen eines gegebenen Segments oder für die Coordination der beiderseitigen Bewegungen ist dadurch gesorgt, dass die beiderseitigen Ganglien in jedem Anneliden-Segmente durch Commissuren quer untereinander verbunden sind. Besonders deutlich kommt diese Verbindung da zum Vorschein, wo die Ganglien der Bauchkette weit voneinander abstehen, und in Folge dessen ein sogenanntes Strickleiter-Nervensystem zu Stande kommt. Das ist aber, wie schon im anatomischen Theile beschrieben wurde, bei *Ich* der Fall, und zwar sind in jedem Segmente zwei Commissuren, eine vordere und eine hintere, vorhanden.

Das Zusammenwirken hintereinander gelegener Reflexbögen oder die Coordination der in der Segmentreihe sich abspielenden Bewegungen endlich wird bei den Anneliden dadurch gewährleistet, dass die consecutiven Ganglien jederseits durch Fibrillenstränge, durch die sogenannten Connective, miteinander verbunden sind. Bei *Ich* sind diese Connective dadurch besonders deutlich, dass sie dicht unter der Haut liegen und als continuirliche Stränge über (resp. unter) den Ganglien hinziehen.

Nachdem so erwiesen, dass jedes einzelne Segment in der That darauf eingerichtet ist, Locomotion auslösende Reize zu recipiren und die betreffenden Erregungen sowohl rostrad, als auch caudad auf beiden Seiten fortzuleiten, will ich nun das Innervations-Problem speciell in Bezug auf den podialen Locomotionsmodus zu formuliren suchen.

Aus dem Vorhergehenden ist bekannt, dass keine Polychäte die beiden Podien eines gegebenen Segments gleichzeitig vor- und zurücksetzt, dass im Gegentheil, wenn das eine Podium im Vorschlage, das andere gleichzeitig im Rückschlage begriffen ist; es herrscht nicht äquale, sondern opponirte Podien-Stellung, die Anneliden paddeln. Demgemäss muss auch die nervöse Verkettung in jedem Segmente eine derartige sein, dass, wenn durch einen gegebenen Reiz etwa links die Vorwärtszieher eines Podiums in Action versetzt werden, rechts gleichzeitig die Rückwärtszieher in Mitleidenschaft gerathen, und umgekehrt. Wenn wir ferner die aufeinanderfolgenden Segmente ins Auge fassen, so sehen wir, dass beim Paddeln einzelner Podien-Paare je das linke Podium eines gegebenen Segments mit dem rechten des nachfolgenden und ebenso das rechte eines gegebenen Segments mit dem linken des nachfolgenden sich in gleicher Phase, also im gemeinsamen Vor- oder Rückschlage befindet. In Anbetracht, dass die beiden Bauchstrangganglien in jedem Segmente durch 2 Commissuren und von Segment zu Segment durch 2 Connective verbunden sind, ist es zwar nicht schwer, sich ein Schema über den Erregungsverlauf auszudenken, welches diesem Paddeln einzelner Podien-Paare Genüge leisten könnte; aber dieses Schema müsste zugleich noch mehr zu leisten im Stande sein. Das Paddeln mit einzelnen Podien-Paaren ist nämlich, wie aus dem Vorhergehenden erinnerlich sein wird, eine nur ganz vereinzelt oder nur vorübergehend zur Ausübung gelangende Bewegungsweise; denn in der Regel paddeln ja unsere Thiere mit Gruppen von Podien, also derart, dass wenn z. B. links 8 Podien rostrad, rechts gleichzeitig 8 caudad gerichtet stehen und in der nächsten Gruppe umgekehrt links 8 caudad und rechts 8 rostrad und so weiter (vergl. Textfigur 26, p. 192). Unter Zulassung gewisser Voraussetzungen, insbesondere der, dass die Zahl der die Gruppen zusammensetzenden Podienpaare für jede Species eine constante und in der Organisation gewissermaassen festgelegte sei, liesse sich das fragliche Schema wohl auch noch auf das Paddeln mit Podien-Gruppen ausdehnen, obwohl der Phasen-Wechsel des Podien-Schlages in diesem Falle schon grössere Schwierigkeiten bereiten würde. Aber diese Voraussetzung trifft nur theilweise zu. Es haben zwar sowohl die Schwimmgänger, als auch die Schwimmer unzweifelhaft eine je nach der Species verschiedene Maximalzahl, bis auf welche die die Gruppen zusammensetzenden Podienpaare wachsen können, und *Nephthys* setzt auch in der That stets bei jeder ihrer Schwimmbewegungen gleich mit dieser ihrer Maximalzahl ein, steht aber darin ganz vereinzelt da, indem alle übrigen (nicht pelagischen) Polychäten derart zum Schwimmen übergehen, dass sie die Zahl der bei ihrem Schwimmgange die Gruppen bildenden Podien (im Einklang mit der Intensität der Undulation) erst allmählich bis zu dem ihnen eigenen Maximum steigern. So paddelt z. B., wie wir gesehen haben, *Ophiodromus* im Schwimmgange mit Gruppen von 6 Podienpaaren und steigert diese Zahl bei seinem Schwimmen bis auf 12 Paare. Es müsste



demnach das für den Erregungsverlauf ausgedehnte Schema nicht nur das Paddeln mit einzelnen Podienpaaren und das Paddeln mit einer bestimmten Maximalzahl von Podienpaaren illustriren können, sondern auch zugleich die Möglichkeit erkennen lassen, wie sich der Übergang des ersteren in letzteres zu vollziehen vermag, und zwar mit der Complication, dass das Einsetzen der Bewegung, also auch der betreffende Übergang, an jeder beliebigen Stelle des Körpers stattfinden und sowohl rostrad als caudad verlaufen könne. Bedenkt man noch, dass die Paddelbewegung überdies eine streng rhythmische Bewegung ist, so wird man zugeben, dass jeder Versuch, den Verlauf dieser Bewegung lediglich auf das podiale Nervensystem gestützt erklären zu wollen, hoffnungslos wäre. Wir werden denn auch weiterhin sehen, dass das, was die podiale Innervation nicht zu erklären vermag, nämlich das rhythmische Paddeln in Gruppen, auch gar nicht ihrem Bereiche untersteht, dass dagegen wie die Paddelbewegung in Gruppen überhaupt so auch ihr Rhythmus lediglich eine Folge der undulatorischen Bewegung ist, und daher auch die entsprechende Innervationsfrage in das Gebiet letzterer fällt.

Mit dem Vorschlage und Rückschlage der Podien geht bei den meisten auf festem Grunde sich bewegenden Polychäten ein Rückziehen und Vorstrecken der Borsten-Bündel einher, eine Bewegung, deren Nutzen darin besteht, beim unwirksamen Vorschlage durch das Rückziehen den Widerstand herabzusetzen und auch zu vermeiden, dass die Borsten in Unordnung gerathen. Da dies Vorstrecken und Rückziehen der Chätopodien auch noch an solchen Podien erfolgt, welche vom Rumpfe abgetrennt wurden, so schloss ich daraus, dass dieser Theil der podialen Bewegung von einem besonderen peripheren Reflexcentrum aus beherrscht würde, und dass speciell der vom Parapod-Stylod ausgehende Nerv und das laterale Podganglion (für welche ein Zusammenhang mit dem übrigen sensorischen System nicht nachgewiesen werden konnte, vergl. Textfigur 20 p. 279) dieses periphere Centrum darstelle. Dass das Rückziehen und Vorstrecken der Chätopodien nicht etwa automatisch mit dem Vorschlage und Rückschlage der Podien verknüpft ist, ergab sich schon daraus, dass z. B. bei *Hesione*, wo das Einziehen der Borsten in der Regel sehr ausgeprägt erfolgt, in einzelnen Fällen dieses Einziehen auch unterbleiben kann, ferner daraus, dass, wenn dieses Thier statt mit dem Kopfe mit dem Schwanze voran kriecht, das Rückziehen und Vorstrecken der Chätopodien nun im Einklange mit der Umkehr der Bewegung ebenfalls umgekehrt erfolgt. Wenn aber auch keine derartige zwangsmässige Verkettung statthat, so steht doch wahrscheinlich das erwähnte periphere Reflexcentrum der Chätopodien irgendwie mit dem übrigen podialen Nervensystem in Verbindung, weil eben in der Regel Rückziehen und Vorstrecken der Borsten mit Vor- und Rückschlag der Parapodien einhergeht.

Für die übrigen podialen Ganglien, nämlich für die dorsalen und ventralen Podganglien, konnten von den Centren (den Bauchstrangganglien) unabhängige Wirkungskreise nicht eruirt werden, und es musste daher auch dahingestellt bleiben, ob sie etwa solche früher hatten und erst nachträglich in den im Bauchstrangganglion sich schliessenden Reflexbogen hineingezogen wurden.

### β. Undulatorische Locomotion.

Wenn auch, wie aus der oben p. 262 gegebenen Zusammenstellung der verschiedenen Locomotions-Modi hervorgeht, bei keiner Polychäte »rein podiale« und eben so wenig »rein undulatorische« Locomotion vorkommt, so lässt sich doch letztere wenigstens auf künstliche Weise herbeiführen. Es fahren nämlich, wie aus dem Vorhergehenden erinnerlich sein wird, Exemplare von *Nephtys* und *Nereis*, welchen die Podien abgeschnitten wurden, fort, ganz so wie im nicht depodierten Zustande zu unduliren. Da sich überdies aus unserer Analyse ergeben hat, dass von den beiden an der Locomotion beteiligten Componenten die undulatorische als die ältere und zugleich als die die podiale beherrschende angesehen werden muss, so ist die getrennte Betrachtung der Innervation dieser beiderlei Componenten um so gerechtfertigter.

Wie für die podiale Bewegung, so gilt auch für die Undulation, dass decapitierte Thiere sowie Stücke von solchen, wenn nur die für die betreffende Bogenlänge nöthige Segmentzahl noch vorhanden ist, fortfahren können ganz so wie intacte Exemplare zu unduliren, und weiter gilt auch, dass die Undulation zwar in der Regel rostral oder caudal einsetzt, dass sie aber auch, sei es autonom, sei es nach künstlichem Reize an jedem anderen Punkte des Körpers einsetzen und sich von da rostral und caudad fortpflanzen kann. Der Schluss, welcher oben auf Grund der betreffenden Thatsachen für die podiale Locomotion gezogen wurde, nämlich dass jedes Segment darauf eingerichtet sein muss, Locomotion auslösende Reize zu recipiren und Locomotion auslösende Erregungen sowohl rostral, als auch caudad fortzuleiten, trifft daher gleicherweise für die undulatorische zu.

In Bezug auf die podiale Locomotion stand mit diesem logischen Desiderat vollkommen das Verhalten des podialen Nervensystems von *Ichthyotomus* im Einklange, denn es konnte an diesem hierfür günstigen Objecte in jedem Segmente ein vollständiger Reflexbogen nachgewiesen werden. Wäre nun von den beiden Locomotions-Componenten die podiale die herrschende und die undulatorische die von ihm abhängige, so hätten wir natürlich in dem podialen Reflexbogen zugleich den undulatorischen vor uns. Das Gegentheil ist aber der Fall, wie ja am eelantesten das Verhalten depodierter Thiere ergab. Mein Nachweis des podialen Nervensystems beschränkt sich zwar auf *Ichthyotomus*, und die Fortdauer der Undulation nach Depodierung musste (weil das Experiment nur an grossen Arten überhaupt ausführbar ist) an Exemplaren von *Nephtys* und *Nereis* angestellt werden, aber es kann keinem Zweifel unterliegen, dass auch bei letzteren Gattungen die podialen Receptoren in den verschiedenartigen podialen Anhängen ihren Sitz haben, also durch das Depodieren ausgeschaltet worden sind.

Wenn demnach die podialen Receptoren mit der Auslösung der undulatorischen Locomotion nichts zu thun haben, so fragt es sich, welche andere etwa

dafür in Betracht kommen könnten. Es liegt nahe, an die bei *Ich.* in jedem Segmente sich wiederholenden Ventralorgane zu denken; aber diese halte ich aus zwei Gründen für ausgeschlossen. Erstens weil es Tangoreceptoren sind, wogegen die die Undulation auslösenden Receptoren im Hinblick auf die Schwimmer Kymoreceptoren sein müssen. Zweitens weil die Ventralorgane, wie der Name sagt, auf die Bauchseite beschränkt sind, laterale Undulation auslösende Receptoren aber, für den Fall, dass sie überhaupt zu Organen concentrirt wären, wohl den die Undulation bewirkenden Muskeln zunächst, also seitlich am Körper ihre Lage haben würden.

Die von mir bei Capitelliden aufgefundenen und seitdem von sehr verschiedenen anderen Anneliden bekannt gewordenen Seitenorgane sind zwar Kymoreceptoren; aber ich halte diese Organe bei den Anneliden für Derivate ursprünglicher Cirren, und als solche gehören sie zum podialen System.

Eben so wenig können die sogenannten becherförmigen Organe in Betracht kommen, weil sie durch ihren Haupt-Verbreitungsbezirk, nämlich am Vorderleibe und in der Mundhöhle, unzweifelhaft zu Gusto-Receptoren gestempelt sind.

Ausser diesen kommt nun aber bei Anneliden nur noch Eine Kategorie von Receptoren vor, nämlich diffus über den ganzen Körper verbreitete oder doch höchstens im Bereich der Segmente eine gewisse Reihenfolge einhaltende Sinneszellen, welche distal mit einem Sinneshaare endigen und proximal in einen Nerven übergehen, der entweder direct oder unter Einschaltung einer Ganglienzelle zum Bauchstrange verläuft. Solche Sinneszellen, welche ich wegen ihrer grossen Ähnlichkeit mit den die Seitenorgane zusammensetzenden für diffus angeordnete Kymoreceptoren halte, sind von einer grossen Anzahl verschiedenster Anneliden beschrieben worden; ich verweise auf RETZIUS (92, p. 1—10), der diese Zellen insbesondere von *Nereis* genau beschrieben hat. Es fragt sich nur, ob diese Zellen den Anforderungen Genüge zu leisten vermögen, welche an Receptoren gestellt sind, deren Aufgabe darin besteht, die undulatorische Locomotion an irgend einem Punkte des Körpers auszulösen.

Ich habe oben p. 194 meine Analyse der undulatorischen Locomotion mit dem Satze geschlossen, dass die geradlinige undulatorische Progressivbewegung darauf beruht, dass beiderseits gleich viele und gleich grosse Bögen (oder Halbwellen) in gleichen Zeitintervallen abwechselnd gespannt und entspannt werden, also auf Symmetrie und auf Rhythmus.

Jeder Versuch, die diffus angeordneten Receptoren für die Auslösung einer derartigen Bewegung überhaupt heranziehen zu wollen, hätte bis vor Kurzem noch als ein hoffnungsloser angesehen werden müssen. Dass dies nun nicht mehr der Fall zu sein braucht, verdanken wir aber einigen neueren Arbeiten, deren Tragweite noch gar nicht abzuschätzen ist, nämlich den Arbeiten BETHE's und von ÜXKÜLL's zur Erklärung der Entstehung des Rhythmus. Insbesondere hat uns v. ÜXKÜLL (04, p. 1—11) durch die Aufstellung seines Fundamentalgesetzes über den Erregungsverlauf, demzufolge die Erregung in einem Nervenetze immer zu den



gedehnten Muskeln hinfließt, kennen gelehrt, wie, nachdem einmal der Anstoss zu einer Bewegung gegeben ist, diese Bewegung mit Nothwendigkeit den ganzen weiteren Ablauf der Bewegung auslösen muss. Hat nämlich der erste Reiz eine Bewegung hervorgerufen, also die betreffenden Muskeln auf der einen Seite verkürzt und auf der anderen Seite gedehnt, so sind nun die verkürzten Muskeln der Erregung gegenüber refractär, die Erregung fließt zu den gedehnten Muskeln hin und ruft an ihnen die entgegengesetzte Bewegung hervor, und so weiter. Auf Grund dieses Gesetzes, resp. auf Grund der refractären Periode, hat v. ÜXKÜLL in einfachster Weise nicht nur die rhythmischen Gehbewegungen der Schlangensterne und Seeigel, sondern auch den rhythmischen Ablauf der auf verticaler Undulation beruhenden Schwimmbewegung von *Hirudo* erklärt (05, p. 381—386) und mit Recht sagt er in Bezug auf die letztere Analyse (l. c. p. 385):

»Ich habe so lange bei den Schwimmbewegungen der Blutegel verweilt, weil sie sich nicht auf das eine Object beschränken, sondern sehr allgemein verbreitet sind und daher die Analyse des einen Falles wahrscheinlich eine sehr allgemeine Geltung haben wird.«

Ich halte es für wichtig, zunächst zu constatiren, dass das, was v. ÜXKÜLL bei *Hirudo* als »Nervennetz« voraussetzt, nämlich die Verbindung auch weit auseinanderliegender Ganglien der Bauchkette durch nirgends unterbrochene Nervenfasern (cf. GUILLEBEAU und LUCHSINGER's »Generalfasern« [S2, p. 7]), einer für die Anneliden ganz allgemein nachgewiesenen Thatsache entspricht. Ferner, dass ebenso wie bei *Hirudo* auch bei den übrigen darauf hin untersuchten Anneliden für den Ablauf der Schwimm- (und Geh-) Bewegungen das Vorhandensein des Bauchstranges und die Continuität des Muskelmantels unentbehrlich ist.

Dass wir es bei den Anneliden mit einem einfachen Nervennetze zu thun haben, und somit das allgemeine Gesetz der Erregungsleitung ohne Einschränkung gilt, dass also im Anneliden-Nervensystem keine weiteren Einrichtungen vorhanden sind, die den Erregungsablauf beherrschen, hat v. ÜXKÜLL dadurch bewiesen, dass er experimentell diesen Erregungsablauf beliebig änderte; er zwang nämlich sein Versuchsthier (*Hirudo*) lediglich durch Anlegung einer schief gerichteten Ligatur, nicht nur verticale, sondern zugleich auch laterale Undulationen auszuführen und sich demgemäss in Spiralwindungen zu bewegen.

Das von ÜXKÜLL zur Illustration der verticalen Undulation von *Hirudo* (l. c. p. 381) entworfene Bild illustriert tale quale auch die laterale Undulation der Polychäten. Dass zwischen diesen beiden gleicherweise zu Schwimmbewegungen befähigenden Undulationen keinerlei principieller Unterschied herrscht, geht aus dem erwähnten Experimente v. ÜXKÜLL's hervor, wo ja ein normal nur vertical undulirender *Hirudo* zu lateraler Undulation gebracht werden konnte, und in Bezug auf die Polychäten ist daran zu erinnern, dass neben den lateralen, locomotorisch wirksamen Undulationen auch verticale, der Respiration dienende sehr verbreitet sind.

Anknüpfend an sein Bild sagt v. ÜXKÜLL (l. c. p. 383):

»Wir stellen, auf das allgemeine Erregungsgesetz in einfachen Nervennetzen fussend, die Behauptung auf, dass die erste Bewegung des Vorderendes mit Nothwendigkeit den ganzen weiteren Ablauf der Schwimmbewegungen auslöse.«

Für den speciellen Locomotions-Modus von *Hirudo* genügt das, nicht aber für die Locomotion der Anneliden überhaupt und insbesondere nicht für die der Polychäten: denn wir haben gesehen, dass wenn auch bei diesen die Undulation in der Regel am vorderen oder hinteren Ende einsetzt, um sich von da continuirlich caudad resp. rostrad fortzupflanzen, dieses Einsetzen doch auch an irgend einem anderen Punkte des Körpers erfolgen kann, und noch eclatanter wird die Ubiquität dieses Einsetzens der Locomotion dadurch bewiesen, dass sogar beliebige Stücke der meisten Polychäten zu unduliren fortfahren, wenn nur diese Stücke noch die zur Bogenbildung nöthige Anzahl von Segmenten enthalten. Es ist nun aber ohne Weiteres ersichtlich, dass v. ÜXKÜLL's Bild auch dieser Anforderung Genüge leisten kann, ja zunächst allein dieser (nämlich der Fortpflanzungs-Möglichkeit nach beiden Seiten genügt; denn v. ÜXKÜLL musste ja den seinem Bilde zu Grunde liegenden Schlauch in der Mitte durchschnitten annehmen, um die einseitig gerichtete Undulation überhaupt zur Anschauung bringen zu können.

Das Bild leistet aber noch mehr, worauf einzugehen die Hirudineen-Locomotion keinen Anlass bot.

Ich habe oben p. 281 bei Besprechung der Innervation der podialen Locomotion darauf hingewiesen, wie schwierig es wäre, vom Gesichtspunkte dieser uns best bekannten Innervation aus die Thatsache der Undulations-Steigerung erklären zu wollen, welche complicirte Verbindungen der nervösen Leitungsbahnen nöthig wären, damit sich beispielsweise bei *Staurocephalus* der Übergang des Schwimmganges (wo sich die Bögen aus 6 paddelnden Podienpaaren zusammensetzen) in das förmliche Schwimmen (wo die Bögen bis auf 12 Paar wachsen) vollziehen könnte, und dort habe ich auch unter Verweisung auf diese Stelle die Möglichkeit einer einfacheren Erklärung in Aussicht gestellt.

Für die Leistungsfähigkeit des v. ÜXKÜLL'schen Bildes ist es vollkommen gleichgültig, wie steil die Falten oder nach unserer früheren Terminologie, wie gross die Amplituden der Wellen sind, resp. aus wie viel Segmenten die Bögen bestehen; denn diese müssen ja stets mit derselben Zahl entspannt werden, mit der sie gespannt wurden. Erfolgt daher am Ausgangspunkte der Bewegung ein Anwachsen der Amplitude, so muss sich auch diese Steigerung, ohne die Symmetrie der beiderseitigen Bögen oder den Rhythmus ihres Schwingens irgendwie stören zu können, auf die nachfolgenden, resp. vorangehenden Körperstrecken fortpflanzen. Nur Eine Bedingung macht sich geltend, und zwar die, dass das Anwachsen der Bögen einer Maximalgrenze untersteht, denn sonst wäre nicht nur die gleichmässige Progressivbewegung gefährdet, sondern das Anwachsen müsste ja auch dahin führen, dass schliesslich der Gesamtleib oder doch Hälften oder Drittel von ihm hin und her schlagen, ähnlich wie bei der peitschenförmigen oder mastigoiden Schwimmbewegung. Und diese Bedingung ist denu auch erfüllt, indem, wie im Vorhergehenden gezeigt wurde, beim Übergange des Schwimmganges ins Schwimmen niemals über ein gewisses, wahrscheinlich der Species eigenthümliches Maximum hinausgegangen wird. Die Beschränkung der Bogenlänge auf ein solches Maximum muss aber in der Organisation der Thiere vorgebildet sein, es fragt sich nur, ob der Muskulatur selbst

schon durch die Art ihrer Anordnung diese Schranke auferlegt ist, oder ob hier etwa »Generalfasern« eingreifen.

Dass das Bild v. ÜXKÜLL's nicht nur die relativ einfache Schwimmbewegung von *Hirudo*, sondern auch die complicirtere Undulation der Polychäten zu erklären vermag, beruht darauf, dass dieses Bild nicht etwa ein willkürlich ersonnenes Schema ist, sondern im Gegentheil lediglich das Zusammenwirken eines Thatsachen-Complexes illustriert. Thatsache ist das Spannen und Entspannen der Bögen, Thatsache ist, dass die Erregung in einem Nervenetz immer zu den gedehnten Muskeln hinfließt, und Thatsache ist endlich auch, dass die verkürzten Muskeln der Erregung gegenüber refractär sind.

Aber ein nicht unwesentlicher Punkt blieb doch von Seiten ÜXKÜLL's unberücksichtigt. Sobald der erste undulatorische Bogen gespannt wurde, oder sobald sich der betreffende Muskel an einer bestimmten Stelle verkürzt hat, ergibt sich zwar der ganze symmetrisch-rhythmische Ablauf der undulatorischen Bewegung conform dem Bilde von selbst; wie aber entsteht diese erste den ganzen weiteren Vorgang auslösende Contraction, wo und wie macht sich der Reiz für die Auslösung der Initialbewegung geltend? Diese Erwägung führt uns aber zu unserem Ausgangspunkte, zu den diffus angeordneten, elementaren Kymoreceptoren der Anneliden-Epidermis zurück.

Indem ich diese oben als die eventuellen Receptoren Undulation auslösender Reize in's Auge fasste, wies ich darauf hin, wie hoffnungslos das gewesen wäre für den Fall, dass diese Receptoren direct zur Erklärung solcher Locomotion hätten herangezogen werden müssen. Wir haben nun gesehen, dass dem nicht so ist, weil es die Muskeldehnung ist, welche der im Nervenetz auftretenden Erregung die Direction ertheilt, und weil demzufolge das Wesentliche der Undulation, nämlich ihr rhythmischer Verlauf, von dem die Initialbewegung auslösenden Reize direct gar nicht abhängig zu sein braucht. Alles was die fraglichen Receptoren zu leisten haben, besteht darin, an irgend einer Körperstelle einen der Längsmuskelstränge in einer gewissen Länge und mit einer gewissen Intensität zur Contraction zu bringen, mit anderen Worten die Bildung des »ersten Bogens« zu veranlassen.

Es wurde bereits darauf hingewiesen, dass locomotorisch-lateral undulirende Anneliden auch respiratorisch-vertical zu unduliren vermögen, und dass der locomotorisch-vertical undulirende *Hirudo* durch experimentellen Eingriff auch zu locomotorisch-lateralem Unduliren gebracht werden kann. Ferner haben wir gesehen, dass die undulatorische Locomotion zwar in der Regel vorne oder hinten einsetzt, dass sie aber auch an jedem anderen Punkte einsetzen kann, ja dass sogar beliebige Thierstücke, wenn sie nur noch die für die Bogenbildung nöthige Segmentzahl haben, zu unduliren fortfahren. Daraus folgt, dass gewissermaassen jeder Punkt des Quer- und Längsschnittes undulatorisch-locomotorisch reizbar sein muss. Und dieser Anforderung könnten eben auch die diffus angeordneten Sinneszellen der Anneliden-Epidermis, deren distaler Fortsatz als Kymoreceptor und deren proximaler im Nervenetz des Bauchstranges endigt, am besten Genüge leisten.



### ∴ Undulatorisch-podiale Locomotion.

In Anbetracht der grossen Selbständigkeit der beiden Componenten dieser Locomotion musste zwar im Interesse der Untersuchung eine jede zunächst für sich in Bezug auf ihre Innervation ins Auge gefasst werden, da nun aber bei den Anneliden rein podiale Locomotion gar nicht und rein undulatorische nur bei Hirudineen in Folge des Podien-Mangels) vorkommt, so bleibt noch die Frage zu beantworten, wie es sich mit der Innervation dann verhält, wenn die beiden Componenten bei der undulatorisch-podialen Locomotion zusammenwirken.

Wir haben gesehen, dass im einzelnen Segmente die erforderlichen receptorischen und effectorischen Bahnen vorhanden sind, um die Leistungen der Podien, nämlich Vorschlag und Rückschlag, Hebung und Senkung sowie auch das Vorstrecken und Rückziehen der Borsten, also alle jene Acte, welche mit der Undulation als solcher nichts zu thun haben, zu erklären. Weiter haben wir gesehen, dass nachdem einmal durch den Reiz gewisser diffuser Receptoren an irgend einer Stelle der Längsmuskulatur eine Contraction ausgelöst worden, also ein erster Bogen oder eine erste Halbwellen entstanden ist, sich auf Grund des ÜXKÜLL'schen Erregungsgesetzes, resp. auf Grund der refractären Periode, der ganze weitere rhythmische Ablauf der Undulation erklären lässt. Die Bögen oder Halbwellen des undulirenden Annelids bestehen aber aus den einzelnen Segmenten, und inhärirende Theile dieser Segmente bilden die Podien. Wachsen daher die Längen der Bögen (resp. der Wellen), so wächst auch dementsprechend die Zahl der sie zusammensetzenden Segmente, resp. die der paddelnden Podien, so dass also die Zu- oder Abnahme paddelnder Podiengruppen, wie insbesondere beim Übergange des Schwimmganges in förmliches Schwimmen, eine nothwendige Folge-Erscheinung der Undulation bildet. Für die Annahme einer zwischen jener Zu- und Abnahme der Podien-Gruppen einer- und der Zu- und Abnahme der undulatorischen Bögen andererseits bestehenden nervösen Verkettung liegt daher kein Grund vor.

Dagegen bleibt noch für eine andere mit der undulatorisch-podialen Locomotion einhergehenden Erscheinung die Frage zu entscheiden, ob keine derartige nervöse Verkettung nöthig sei, nämlich für die Thatsache, dass der active Rückschlag der Podien auf der convexen und der passive auf der concaven Seite der Bögen erfolgt. Aus der Analyse der Locomotion hat sich dieser Modus des Vor- und Rückschlages, auf welchem ja die opponirte Stellung der Podien oder ihr Paddeln beruht, ebenso wie die Zu- und Abnahme der Bögen als nothwendige Folge der Undulation ergeben, weil nämlich für den wirksamen Rückschlag wohl auf der convexen, nicht aber auf der concaven Seite der Bögen überhaupt Raum vorhanden ist, und demgemäss läge also auch in diesem Falle keine Nothwendigkeit besonderer nervöser Verkettung vor. Da überdies auch das Studium des Nervensystems noch keinerlei derartige Verkettungen aufgedeckt hat, so können wir schliessen, dass jede der beiden Componenten der undulatorisch-podialen Locomotion ihr gesondertes Nervennetz besitzt, und dass das harmonische Zusammenwirken der beiden schon in der

blossen Existenz der Undulation seinen zureichenden Grund hat. Das Vorherrschen der Undulation wurde ja auch schlagend dadurch erwiesen, dass depodierte Thiere nach wie vor zu unduliren fortfahren.

#### δ. Peristaltische Locomotion (Kriechgang).

Bei Besprechung der verschiedenen Locomotionsmodi oben p. 264 ergab sich, dass der Kriechgang besonders bei den segmentreichen, mit einer kräftigen Ringmuskulatur ausgestatteten, vorwiegend in Galerien im Sande hausenden Polychäten sowie bei den eine ähnliche Existenz führenden Lumbriciden zur Ausbildung gelangt ist, und dass wir in Folge dessen diese Bewegungsweise nicht etwa als eine ursprüngliche, sondern im Gegentheil als eine secundär erworbene anzusehen haben. Ferner wurde auch schon oben p. 258 hervorgehoben, dass dieser Kriechgang durch zwei Forscher, nämlich durch FRIEDLÄNDER und BIEDERMANN, eine sehr eingehende Bearbeitung erfahren habe. In seiner letzten Arbeit über diesen Gegenstand sagt BIEDERMANN (04, p. 502):

»Auf Grund dieser Ergebnisse darf man wohl mit ziemlicher Sicherheit behaupten, dass die mechanische Dehnung der Wurmsegmente, welche normaler Weise für die Anlösung und Fortleitung der peristaltischen Wellenbewegung in den beiden Muskelschichten von wesentlicher Bedeutung ist, ihren primären Angriffspunkt nicht sowohl in den Muskelfasern (-zellen) selbst findet, als vielmehr in (sensiblen) Nervenendigungen der Haut, von denen aus erst secundär (reflectorisch) die Muskeln in Erregung versetzt werden.«

Ferner p. 540:

»... Sie (die peristaltische Bewegung) ist vielmehr geknüpft an die Integrität des centralen Nervensystems und erfolgt grösstentheils durch segmental fortschreitende Reflexe, indem jede irgendwie herbeigeführte passive Dehnung eines Segmentes reflectorisch eine Contraction der Ringmuskeln und wahrscheinlich gleichzeitig Erschlaffung der Längsmuskeln zur Folge hat. Andererseits haben wir aber auch gesehen, dass jeder Berührungszreiz umgekehrt eine Contraction der Längsmuskeln und Erschlaffung der tonisch contrahirten Ringmuskeln bewirkt.«

Wenn nun aber auch auf Grund dieser Ergebnisse sich einsehen lässt, wie aus dem Antagonismus der beiderlei Reflexacte die rhythmische Progressivbewegung des Kriechganges zu resultiren vermag, so bleibt doch hier, ebenso wie das bei der undulatorischen Bewegung der Fall war, noch die Frage zu beantworten, wie die erste Contraction, welche zum Ablaufe der combinirten Bewegung jeweils den Anstoss zu geben hat, zu Stande kommt, das heisst durch welcherlei Receptoren die Erregungsimpulse vermittelt werden. Da bei der peristaltischen Kriechbewegung ebenso wie bei der undulatorischen Schwimmbewegung jedes beliebige Segment Ausgangspunkt der Bewegung sein kann, so müssen auch die fraglichen Receptoren in jedem Segmente vorhanden sein.

Dass die Podien hierbei nicht in Betracht kommen können, das geht aus meiner im Vorhergehenden enthaltenen Beschreibung des podialen Nervensystems hervor; denn selbst da, wo die Podien noch eine so hohe Ausbildung erreichen wie bei *Ich.*, dienen ihre Receptoren doch ausschliesslich zur Auslösung podialer Bewegungen.

Für die Auslösung der verticalen und lateralen Undulationen der Längsmuskulatur, auf

welchen das Schwimmen sowie der Schwimmgang so vieler Anneliden beruht, schienen mir, wie im Vorhergehenden auseinandergesetzt worden ist, die diffusen, meist mit steifen Haaren besetzten Sinneszellen der Epidermis am geeignetsten. Da sich nun viele Polychäten sowohl durch Schwimmgang oder Schwimmen, als auch durch Peristaltik zu bewegen vermögen, so ist es nicht wahrscheinlich, dass dieselben Receptoren, welche die Reize für den Schwimmgang oder für das (undulatorische) Schwimmen aufzunehmen haben, zugleich zur Aufnahme der für die Auslösung der Peristaltik dienenden bestimmt sind, und es fragt sich daher, welcherlei andere noch in Betracht kommen könnten.

Nur Eine Kategorie von Receptoren ist ausser den podialen und den diffusen des Stammes noch vorhanden, nämlich die oben p. 112 und p. 127 von *Ich.* als segmentale Ventralorgane beschriebenen büschelförmig aus der sensorischen Stelle der Hauptganglien hervorbrechenden und keulenförmig im Bereiche der Haut endigenden Markfasern. Ich habe zwar diese mit den Nervenendorganen der Ventralcirren vollkommen übereinstimmenden Tangoreceptoren bereits zu der Auslösung des sogenannten Umdrehreflexes in Beziehung gebracht (vergl. oben p. 128 und p. 256), aber auch dort schon hinzugefügt, dass sie wahrscheinlich auch für locomotorische Auslösungen dienen. Dass diese Organe in der That einer solchen Doppelfunction Genüge leisten können, erscheint ohne Weiteres einleuchtend, wenn man mit CARLSON (04, p. 287, vergl. auch oben p. 255) annimmt, dass das Umdrehungsbestreben in der Supination befindlicher Thiere nicht so sehr auf der Einwirkung von Tangoreceptionen der Rückenseite als vielmehr auf dem Ausfall der gewohnten Receptionen der Bauchseite beruht. Es würden demgemäss unsere Ventralorgane für den Umdrehreflex nur passiv (in der Supination) in Frage kommen und daher für active locomotorische Leistungen (in der Pronation) frei sein. Dass die Lage der Ventralorgane sowie ihre Qualität als Tangoreceptoren sie speciell für Reizauslösungen zum Kriechgange geeignet erscheinen lassen, braucht wohl nicht näher begründet zu werden. Dagegen bedarf noch Ein Punkt der Erläuterung. *Ich.*, von dem bisher die Ventralorgane allein bekannt geworden sind, bedient sich bei seiner Fortbewegung selbst niemals des Kriechganges, was in der starken Rückbildung der bei diesem Locomotionsmodus so stark beteiligten Ringmuskulatur seine Erklärung findet. Da nun aber bei den nächsten Verwandten unseres Parasiten, nämlich den Syllideen, peristaltische Locomotion (neben dem Schwimmgange) vorkommt, so können wir wohl annehmen, dass auch die Antenaten von *Ich.* sich dieser Locomotion bedient haben.

Es wird nun die Aufgabe der die Anatomie von Anneliden Bearbeitenden sein, zuzusehen, ob insbesondere bei den zur peristaltischen Locomotion befähigten Arten ähnliche Tangoreceptoren wie die der Ventralorgane von *Ich.* vorhanden sind.

### ε. Flucht- und Abwehrbewegungen.

Es gibt zwei derartige Bewegungen. Die eine, und zwar die weitaus am häufigsten auftretende ist die peitschenförmige oder mastigoide Schwimmbewegung, die andere ist die sogenannte Zuckbewegung.



Da die mastigoide Schwimmbewegung als solche noch nicht analysirt worden ist, so kann auch die ihr zu Grunde liegende Innervation noch nicht ins Auge gefasst werden.

Anders die Zuckbewegung. Sie beruht ja lediglich auf der plötzlichen Contraction der Längsmuskulatur einer verschieden grossen Zahl aufeinander folgender Körpersegmente, und zu dieser Contraction sind auch schon gewisse Nerven, nämlich die sogenannten riesigen LEYDIG'schen Fasern oder Neurochordnerven, in Beziehung gebracht worden.

Nachdem VIGNAL (83, p. 403) sich im Allgemeinen dahin ausgesprochen hatte, dass es die Aufgabe dieser Fasern sein könnte, zwischen den verschiedenen Theilen des Bauchstranges eine Solidarität herzustellen, gab FRIEDLÄNDER (94, p. 204—206) diesem Gedanken einen viel prägnanteren Ausdruck. Gestützt auf die Thatsache, dass die riesigen Fasern in jedem Ganglion Seitenäste abgeben, welche wahrscheinlich mit den segmentalen Nerven in Verbindung treten, und dass sie ferner wahrscheinlich die einzigen Nerven sind, welche die ganze Länge des Wurmes durchziehen, bringt er sie mit der (von ihm zuerst bei *Lumbricus* so benannten) Zuckbewegung in Zusammenhang, und zwar mit den Worten: »dass sie (die riesigen Fasern nämlich) überhaupt erst aus der Segmentreihe, als welche der Regenwurm für gewöhnlich kriecht, unter Umständen ein Thier mit einheitlicher Locomotion machten, indem sie Reize mit grosser Geschwindigkeit zu allen Segmenten leiteten.«

Auch HAMAKER (98, p. 114) haben seine an *Nereis* angestellten Studien zu einer mit der seiner Vorgänger übereinstimmenden Auffassung über die Function der riesigen Fasern gebracht, und auch er fand, dass diese Fasern mit den einzelnen Segmenten in Verbindung stehen. Weiter machte er die interessanten Beobachtungen, dass schon durch blossen Schattenreiz Zuckbewegungen ausgelöst werden können, und dass beim Eintritte dieser Bewegungen die sämtlichen Parapodien nach der Seite hin gerichtet werden, von welcher aus der Reiz erfolgte. Diese Umstellung der Podien erleichtert natürlich dem Wurm das sich Zurückziehen in seine Wohnröhre oder Sandhöhle.

Auch meiner Ansicht nach können nur die riesigen Fasern für die Fortleitung der die Zuckbewegung auslösenden Erregungsimpulse in Betracht kommen; denn während für die anderen Faserkategorien höchstens ein continuirlicher Verlauf durch wenige Segmente angenommen werden kann, ist für jene der Verlauf durch den ganzen Wurmkörper mehrfach nachgewiesen worden.

Auch in diesem Falle entsteht aber wieder die Frage, wie und wo die Reize, welche die fragliche Bewegung auslösen, recipirt werden.

Schon die Beobachtung HAMAKER's, derzufolge auf Schattenreiz bei *Nereis* Zuckbewegung erfolgen kann, macht es wahrscheinlich, dass cephalé Receptoren, insbesondere Photoreceptoren dabei eine Rolle spielen; hierfür spricht ja auch die Thatsache, dass die riesigen Fasern durch den Schlundring bis zum Gehirne verfolgt worden sind. Aber diese cephalen Receptoren können doch nicht die einzigen Pforten sein, durch welche die betreffenden Reize ihren Eingang finden; denn wie dem Leser aus einem vorhergehenden Kapitel p. 200—246 erinnerlich sein wird, fahren ja auch Thiere, welche decapitirt worden sind, wie insbesondere die durch

ihre starken Zuckbewegungen ausgezeichneten Alciopiden und Phyllodociden fort, diese Bewegungen auszuführen. Es müssen demnach auch in den einzelnen Segmenten Receptoren vorhanden sein, welche mit den riesigen Fasern in Verbindung stehen, und auf deren Reiz hin ebenso wie von den cephalen Receptoren aus die Zuckbewegung zur Auslösung gebracht werden kann. Und diese Receptoren können keine anderen sein als die im Vorhergehenden p. 96 und p. 125 beschriebenen Tango- und Kymoreceptoren des podialen Nervensystems. Es ist denn auch wohl mehr als ein blosser Zufall, dass, wie oben im Abschnitte Nervensystem p. 112 gezeigt worden ist, bei *Ich.* die Fasern, in welche die podialen Receptoren auslaufen, um den 3. oder sensiblen Seitennerven zu bilden, in so hohem Grade mit den riesigen Fasern übereinstimmen. Hierzu kommt, dass ich ganz unabhängig von der vorliegenden Frage schon in einer früheren Publication (87, p. 480) bei der Zusammenstellung dessen, was über die Verzweigung von riesigen Fasern oder Neurochordnerven bis dahin bekannt geworden war, auf ähnliche Beobachtungen anderer Autoren hingewiesen habe. Es hat nämlich RÖHDE bei *Polynoe* und *Sthenelais* gefunden, dass in jedem Segmente jederseits Eine enorme Ganglienzelle auftritt, welche ihren kolossalen Nervenfortsatz quer durch den Bauchstrang in den letzten der in jedem Segmente abgehenden 3 Nerven sendet, mit welchem er gemeinsam zur Peripherie verläuft, und CLAPARÈDE hat den in dem Cirrus von *Hermadion* verlaufenden Nerven auffallend mit Neurochordnerven übereinstimmend gefunden.

Nach alledem scheint mir der Schluss unabweislich, dass die die Zuckbewegung auslösenden Neurochordnerven in jedem Segmente nicht nur mit den motorischen Nerven der die Zuckbewegung ausführenden Längsmuskulatur, sondern auch mit den sensiblen podialen Nerven in Zusammenhang stehen. Denn nur so lässt sich einsehen, dass einerseits auch nach Wegfall der cephalen Receptoren von den podialen Receptoren aus Zuckbewegungen ausgelöst werden, und dass andererseits die Podien nicht nur einzeln mittels der segmentalen Reflexbögen, sondern auch gleichzeitig dem ganzen Körper entlang in Vor- oder Rückschlag versetzt werden können.

Während demnach, wie wir oben p. 287 gesehen haben, die undulatorische und die podiale Locomotion, trotzdem sie als Componenten der undulatorisch-podialen Locomotion so harmonisch zusammenzuwirken vermögen, nicht nothwendigerweise auch durch ihre beiderseitigen Nervennetze verkettet zu sein brauchen, stellt sich für die podiale Locomotion und die Zuckbewegung eine solche Verkettung der beiderseitigen Nervennetze als unumgänglich heraus. Wie freilich sich dieser Zusammenhang anatomisch gestaltet, das werden künftige, speciell darauf gerichtete Untersuchungen erst klarzustellen haben.

## IV. Phylogenetisches.

### Rudimentär, Reliquiär und Neotenisch.

Die anatomische Untersuchung von *Ich.* hat zur Feststellung eines sehr auffälligen Gegensatzes geführt. Einerseits erwiesen sich das Nervensystem und die Locomotionsorgane von so hoher Ausbildung, dass sie dazu einluden, unseren Parasiten zum Ausgangspunkte einer Studie über Anneliden-Locomotion zu benützen. Andererseits ergab sich, dass sein Vorderende nahezu aller prostomialer, receptorischer Anhänge entbehrt, und dass überdies bei ihm das normale Anneliden-Stoma in Saugnapf und Saugmund umgewandelt und der Pharynx oder Ösophagus gegenüber dem seiner nächsten Verwandten, der Syllideen, in hohem Maasse vereinfacht ist.

Während sich das erstere Verhalten nur unter der Voraussetzung verstehen lässt, dass *Ich.* erst vor einer relativ kurzen Zeit zur parasitischen Lebensweise übergegangen ist, könnte das letztere umgekehrt den Schluss aufdrängen, dass lange Zeiträume verflossen sein müssen, bevor unser Parasit fast aller cephalen Receptoren verlustig gegangen, und bevor sein Vorderdarm die erwähnten Vereinfachungen und Umwandlungen erlitten hat.

Dieser Widerspruch hat sich aber schliesslich als ein nur scheinbarer herausgestellt, indem der Nachweis gelang, dass erstens die cephalen Receptoren noch alle in der für die Syllideen charakteristischen Zahl angelegt werden, aber nicht mehr zur Ausbildung gelaugen, und dass zweitens der Vorderdarm in seinem larvalen, dem sogenannten dipharyngeären Stadium direct in den Saugrüssel umgewandelt wird. Das mangelhaft Ausgebildete beruht also bei den Receptoren nicht darauf, dass sie allmählich rückgebildet wurden, sondern darauf, dass sie unvollständig ausgebildet werden, oder wie ich es auf p. 5 durch entsprechende Termini technici ausgedrückt habe, diese mangelhaft ausgebildeten Receptoren sind keine reliquiäre, sondern rudimentäre Organe. Ebenso beruht auch das mangelhaft Ausgebildete des Pharynx nicht darauf, dass er rückgebildet wurde, sondern darauf, dass er in unvollständiger Ausbildung in Function tritt, also auf Neotenie. Und was Saugnapf und Saugmund betrifft, so hat sich herausgestellt, dass ersterer lediglich die erweiterte rostrale und letzterer die verengerte caudale Stoma-Mündung darstellt. Das Verharren der Receptoren auf einem embryonalen Stadium (ihre Rudimentärbleiben) sowie das In Function Treten des Pharynx



auf einem larvalen Stadium (seine Neotenie) wird dadurch verständlich, dass *Ich.* in Bezug auf seine Ernährung schon im frühesten Jugendstadium auf das Blut seines Wirthes angewiesen ist; denn nur  $\frac{1}{2}$  mm lange und nur 6 Segmente zählende Juvenes fanden sich schon auf Aalen eingebohrt, und bei solchen weisen auch alle direct mit der Ernährung in Beziehung stehenden Organe wie die Stilette, der Pharynx und die hämophilinen Drüsen nahezu ihre volle Ausbildung auf.

Der gekennzeichnete Gegensatz von *Ich.* lehrt also, dass das »Rudimentärbleiben« und das »Neotenisch Fungiren« durch Stehenbleiben auf embryonalen und larvalen Stadien relativ rasch erreicht zu werden vermag, wogegen das »Reliquiärwerden« auf Grund des Eingehens von ausgebildeten Organen relativ lange Zeiträume erfordert. Und da ich davon überzeugt bin, dass dieser Gegensatz zwischen raschem rudimentär-neotenischem und langsamem reliquiärem Wirken von allgemeiner Bedeutung ist und auf manche phylogenetische Probleme ein Licht werfen kann, so habe ich ihn an dieser Stelle besonders hervorgehoben.

### Beherrschung und Umgestaltung der Organisation des Parasiten durch die Stilettzähne.

An verschiedenen Stellen dieser Schrift, insbesondere oben p. 168. wurde bereits betont, in wie hohem Maasse schon die heutige Organisation von *Ich.* lediglich durch ein Cuticulargebilde, durch die Stilettscheere, und zwar hauptsächlich durch deren Sperrvorrichtungen beherrscht wird. Denn diese Sperrvorrichtungen und unter diesen wieder vor Allem die Zähne oder Widerhaken der Stilettbacken sind es, welche am meisten dazu beigetragen haben, unseren ursprünglich nur gelegentlich nach Syllideenart die Beute anstechenden Wurm in einen dauernd auf seinem Wirth befestigten Blutsauger zu verwandeln. Eigens zu diesem Behufe angestellte Beobachtungen (vergl. oben p. 170) haben zu der Schätzung geführt, dass von den einmal auf ihren Wirth eingebohrten *Ich.*-Exemplaren nur noch ungefähr ein Drittel im Stande ist, sich wieder zu befreien, dass hingegen zwei Drittel ein für alle Mal an die Stelle des Wirthes gebunden sind, an der sie sich eingebohrt hatten. Der ursprünglich nur zeitweise Fische anstechende *Ich.* ist also im Begriffe, sich in einen dauernd an seinem Wirth befestigt lebenden Parasiten zu verwandeln.

Dieser Parasitismus hat auch, obwohl er, wie im unmittelbar Vorhergehenden zu zeigen versucht wurde, nur erst relativ jungen Datums sein kann, an unserem Wurm wenigstens da, wo er zu seinem Wirth in innige Beziehung tritt, schon ansehnliche Rückbildungen und Umgestaltungen verursacht; denn es kommen an dem dem Aale innig angeschmiegtten Prosthomium die receptorischen Anhänge nicht mehr zur Ausbildung, das Stoma ist in Saugnapf und Saugmund umgewandelt, und anstatt des ausgebildeten Ösophagus fungirt ein larvales Stadium desselben. Weiter hat der Darm (wohl in Folge der günstigen Ernährungsbedingungen) eine bedeutende Oberflächen-Vermehrung und die Keimproduction eine enorme Steigerung erfahren.

Anscheinend noch durchaus unberührt von irgend welchen Wirkungen des Parasitismus erwiesen sich das Nervensystem und die Locomotionsorgane. Aber es kann keinem Zweifel unterliegen, dass in dem Maasse, wie sich der Parasitismus von *Ich.* weiter ausbildet, das heisst in dem Maasse, wie die Sperrvorrichtungen der Stilette das Sich Wiederbefreien von immer weniger Individuen und schliesslich von gar keinen mehr zulassen, auch jene heute noch normal erscheinenden Organsysteme ihre Rückbildung erfahren werden. Wie gross auch die dazu nöthigen Zeiträume sein mögen, so kann man doch bestimmt vorausschen, dass *Ich.* einer ähnlichen Formwandlung unterliegen wird, wie gewisse so wie er auf Fischen schmarotzende Crustaceen, das heisst er wird zu einem formlosen, lediglich der Ernährung und Fortpflanzung obliegenden Schlauch degeneriren.

Determinirt wurde aber dieses Schicksal nicht etwa durch das blosse Vorhandensein der Stilette, denn diese kommen ja auch ganz ähnlich geformt bei typischen Syllideen vor. determinirt wurde es erst durch die Sperrvorrichtungen der Stilette, besonders durch deren Zähne oder Widerhaken, welche ja eine Eigenthümlichkeit der *Ich.*-Stilette sind.

Lediglich von den winzigen Widerhaken eines todtten Secretionsproductes hängt daher in letzter Instanz nicht nur zum Theil die jetzige, sondern auch die ganze künftige Organisation von *Ich.* ab.

Lägen einem Systematiker Thiere mit Stiletten wie die von *Ich.* vor, Thiere, welche in ihrer Gesamt-Organisation keinen anderen Unterschied aufwiesen als den, dass bei einem Theile die Schneiden der Stiletbacken glatt, bei einem anderen aber gezahnt wären, so würde er sich möglicherweise besinnen, ob er auf Grund eines solchen geringfügigen Merkmals zwei Arten unterschiede, und doch ist es lediglich diesem Merkmal zuzuschreiben, wenn *Ich.* heute schon als Vertreter einer besonderen Polychäten-Familie aufgeführt werden muss.

Auch von dem Standpunkte aus, wo die Charaktere ihrer Dignität nach in »morphologische« und »adaptive« eingetheilt werden, würde man wohl nicht anstehen, etwas so Geringfügiges wie die Widerhaken eines Cuticulairegebildes zu den letzteren zu rechnen, und doch ist es gerade dieses Geringfügige, was bei *Ich.* über die Morphe entscheidet. Bei Organismen, die sich mit ihrer Umgebung in annäherndem Gleichgewichtszustande befinden, mag sich ja entscheiden lassen, welche Charaktere als »morphologische«, das heisst als erblich befestigte und daher auch die Form bestimmende zu gelten haben, nicht aber bei solchen, welche sich in keinem solchen Gleichgewichtszustande befinden, weil eben da lediglich die Natur der Beziehungen zwischen Lebensbedingung und Organ über die Dignität des letzteren zu entscheiden hat.

### Wie entstanden die Zähne oder Widerhaken der Stilette?

In Anbetracht, dass, wie im unmittelbar Vorhergehenden constatirt wurde, lediglich von den winzigen Widerhaken der Stilette nicht nur zum Theil die jetzige, sondern auch die ganze künftige Organisation von *Ich.* abhängt, resp. abhängen wird, ist die Frage von Interesse, wie diese Haken wohl entstanden sein mögen.

Ist unter den ursprünglich nur gelegentlich Aale anstechenden Syllideen-Antenaten von *Ich.* plötzlich ein solcher aufgetreten, bei welchem die Schneiden der Stilettbacken, anstatt glatt zu sein, bezahnt waren? Haben wir es mit »sprungweiser Umwandlung«, »single variation« oder, wie man diesen Abänderungsmodus seit dem Erscheinen der so bedeutenden Arbeiten von DE VRIES vorzugsweise nennt, mit Mutation zu thun?

Oder aber sind diese Haken das allmähliche Product einer auf individueller Variabilität beruhenden Auslese?

Dass unvermittelt erhebliche Formwandlungen in einzelnen Individuen sich einstellen und vererbbar sein können ist ja erwiesen, und Angesichts des grossen Vortheils, den die Widerhaken unserem Parasiten dadurch bieten, dass sie ihn an einer unerschöpflichen Nahrungsquelle festhalten, liesse sich auch einsehen, wie die anfänglich nur vereinzelt auftretende neue Form bald zur herrschenden werden musste. Es fragt sich nur, ob man nach allen bisherigen Erfahrungen auch anzunehmen vermag, dass die immerhin ziemlich complicirt gebauten und ihrer Verrichtung in hohem Maasse angepassten Stilett-Widerhaken wirklich tales quales aufgetaucht sind. Ich muss die Beantwortung dieser Frage Denjenigen zuschieben, welche die Ansicht vertreten, dass die sprungweise Variation nicht, wie man früher annahm, die Ausnahme, sondern die Regel im Processe der Artenbildung darstelle.

Was nun den anderen Entstehungsmodus, nämlich den allmählichen durch häufende Auslese betrifft, so bietet das Verhalten unseres Objectes eine günstige Gelegenheit dar, um einer Schwierigkeit zu begegnen, die häufig schon und zum Theil ja nicht mit Unrecht gegen das Auslese-Princip erhoben worden ist. Dieses Princip setzt im Gegensatze zur Mutation nicht mit dem annähernd fertigen Gebilde, sondern mit minimalen Anfängen desselben ein. Wie aber, so lautet der Einwurf, kann etwas, das erst auf einem gewissen Vollkommenheits-Stadium angelangt seinem Träger nützlich zu sein vermag, es auch dann schon sein, wenn es nur eben erst minimal aufzutreten beginnt?

*Ich.* hat, wie oben p. 32 und 39 ausführlich beschrieben wurde, mehrfache Sperrvorrichtungen, nämlich 1. die durch die dauernde Spreizstellung der Stilett-scheere, 2. die durch die Backenkrümmung und 3. die durch die Stilett-Zähne oder Widerhaken. Allein die 3. Sperrvorrichtung ist zwar für die dauernde Befestigung am Wirthe entscheidend, immerhin ist aber durch die anderen beiden (und auch durch den Saugnapf) schon für eine bis zu einem gewissen Grade gesicherte Befestigung gesorgt. Was damit gesagt sein soll, ist dies, dass zu keiner Zeit das Feststeckenbleiben im Wirthe allein den Stilett-Widerhaken zur Last fiel. Wenn es nun aber in der Ökonomie des Parasiten einen Vortheil bildete, dass diese Befestigung im Wirthe eine immer gesichrtere werde, so lässt sich verstehen, dass schon jede Rauigkeit, jeder noch so geringe sägeartige Einschnitt in der Backenschneide, resp. jeder Anfang von Zahn- oder Widerhakenbildung von Nutzen sein musste, indem eben dadurch die Wirkung der schon vorhandenen Sperrvorrichtungen gesteigert wurde.

Wie wir uns nun aber auch die Entstehung der Stilett-Widerhaken vorstellen mögen, so liegt doch ein Fall vor, der jeder Art von LAMARCK'scher Erklärung widerstreitet. Die Stilett-



scheere repräsentirt ein Secretionsproduct, eine todte Gerüstsubstanz. sie wird tale quale abgeschieden und hat daher auch bei nur  $\frac{1}{2}$  mm langen Juvenes schon dieselbe Form und Grösse wie bei den Erwachsenen. Da zwischen ihr und dem übrigen Leibe keinerlei lebendige Beziehung bestehen bleibt, so kann auch das, was während seines Lebens in diesem Leibe vorgeht, keinen Einfluss auf die Stilette ausüben. Weder können nach der alten LAMARCK'schen Vorstellungsweise durch »Bestrebungen«, noch nach der neueren durch Vererbung »erworbener« Eigenschaften diese Stilette irgendwie modificirt werden.

Nichts steht dagegen im Wege, dass dieses Secretionsproduct, unsere Stilettscheere, resp. ihre Widerhaken ein Object energischer Auslese im Kampfe ums Dasein bilde. Da die auf diesem Principe beruhende Artenbildung nichts Anderes voraussetzt als zahlreiche Individuen, Vorthail des zu Verändernden und erbliche Befestigung des Abgeänderten, so scheint mir sogar der vorliegende Fall sehr zu Gunsten des Principis zu sprechen, indem 1. unser Parasit massenhaft auftritt, 2. die Ausbildung der Widerhaken unzweifelhaft für seine Existenz von Vorthail ist, und 3. die Vererblichkeit spontaner individueller Variationen keinem Zweifel unterliegen kann.

Ebenso wenig wie mit LAMARCK'schen Erklärungsweisen ist es möglich unserem Objecte mit Zielstrebigkeit oder mit einem Entwicklungsgesetze beizukommen. Denn soll es das Ziel gebildet oder im Gesetze gelegen haben, dass eine Syllidee sich in Fische einbohrt und Widerhaken ausbildet, welche sie zur festsitzenden Lebensweise zwingen und zur Rückbildung aller nicht der Ernährung und Fortpflanzung dienenden Organe führen?

## Litteratur-Verzeichniss.

- Albert, F.**, (86) Über die Fortpflanzung von *Haplosyllis spongicola* Gr. in: Mitth. Z. St. Neapel 7. Bd.
- Apáthy, S.**, (97a) Beschaffenheit und Function der Halsdrüsen von *Hirudo medicinalis*. in: Medic. Naturw. Mittheilungen Kolozsvár. Separat.
- —, (97b) Das leitende Element des Nervensystems etc. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 12. Bd.
- Ashworth, J. H.**, (02b) The anatomy of *Scalibregma inflatum* Rathke. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 45.
- Attems, C.**, Graf, (02) Beiträge zur Anatomie und Histologie von *Scololepis fuliginosa* Clap. in: Arb. Z. Inst. Wien 14. Bd.
- Audouin, J. V.**, & **H. Milne Edwards**, (30) Description de l'*Hipponoé*, nouveau genre d'Annélides. in: Ann. Sc. N. (1) Tome 20.
- Beddard, F. E.**, (95) A Monograph of the order of Oligochaeta. Oxford.
- Beer, Th.**, (01) Über primitive Schorgane. in: Wiener Klin. Wochenschrift No. 11—13.
- Beer, Th.**, **A. Bethe** & **J. v. Üxküll**, (99) Vorschläge zu einer objectivirenden Nomenclatur in der Physiologie des Nervensystems. in: Z. Anz. 22. Bd.
- Beneden, M. P. J. van**, (69) Le commensalisme dans le Règne animal. in: Bull. Acad. Sc. Belg. (2) Tome 28.
- Benham, B. W.**, (95) On *Benhamia coccifera* n. sp. from the Gold Coast. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 37.
- Bertelli, D.**, (96) Ricerche anatomiche sulle glandole perifaringee e sulle glandole labiali della *Hirudo medicinalis*. Funzione delle glandole perifaringee. in: Monit. Z. Ital. Anno 7.
- Bethe, A.**, (03) Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig.
- Biedermann, W.**, (91) Über den Ursprung und die Endigungsweise der Nerven in den Ganglien wirbelloser Thiere. in: Jena. Zeitschr. Naturw. 25. Bd.
- —, (04) Studien zur vergleichenden Physiologie der peristaltischen Bewegungen. 1. Die peristaltischen Bewegungen der Würmer und der Tonus glatter Muskeln. in: Arch. Gesamte Phys. 102. Bd.
- Bohn, G.**, (01) Sur la locomotion des Vers annelés (Vers de terre et Sangsues). in: Bull. Mus. H. N. Paris Tome 7 No. 8.
- —, (03) Des rayons N considérés comme facteur éthologique. in: C. R. Soc. Biol. Paris Tome 55.
- —, (04a) Sur les mouvements respiratoires musculaires des Annélides marins. ibid. Tome 56.
- —, (04b) Les mouvements hélicoïdaux des Annélides. ibid. Tome 56.
- Buchholz, R.**, (69) Zur Entwicklungsgeschichte von *Alciope*. in: Zeit. Wiss. Z. 19. Bd.
- Carazzi, D.**, (93) Revisione del genere *Polydora* Bosc e cenni su due specie che vivono sulle Ostriche. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 11. Bd.
- Carlet, G.**, (79) Sur la locomotion des Insectes et des Arachnides. in: C. R. Acad. Sc. Paris Tome 89.
- —, (88a) Sur le mode de locomotion des Chenilles. ibid. Tome 107.
- —, (88b) Sur la locomotion terrestre des Reptiles et des Batraciens tétrapodes, comparée à celle des Mammifères quadrupèdes. ibid. Tome 107.
- Carlson, A. J.**, (01) Contributions to the Physiology of the ventral nerve-cord of Myriopoda etc. in: Journ. Exper. Z. Baltimore Vol. 1.
- Carus, J. V.**, (85) Prodromus Faunae Mediterraneae. Stuttgart Vol. I.
- Chun, C.**, (80) Die Ctenophoren des Golfes von Neapel etc. in: Fauna Flora Golf Neapel 1. Monographie.
- Zool. Station zu Neapel, Fauna und Flora, Golf von Neapel. Ichthyotomus.

- Claparède, E.**, (63) Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere an der Küste von Normandie angestellt. Leipzig.
- —, (64) Glanures zootomiques parmi les Annélides de Port-Vendres. in: Mém. Soc. Physiq. H. N. Genève Tome 17.
- —, (65) Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. Genève et Bâle.
- —, (70) Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. Genève et Bâle. Supplément.
- —, (73) Recherches sur la structure des Annélides sédentaires. Genève, Bâle, Lyon.
- Claparède, E., & P. Panceri**, (67) Nota sopra un Alciopide parassito della *Cydidippe densa* Forsk. in: Mem. Soc. Ital. Sc. N. Vol. 3 (nach Separatum citirt).
- Coupin, H.**, (94) Sur l'alimentation de deux commensaux (*Nereilepas* et *Pinnotheres*). in: C. R. Acad. Sc. Paris Tome 119.
- Croockewit, J.**, (93) Über die Kiefer der Hirudineen. in: Z. Anz. 16. Bd.
- Dalyell**, (58) The power of the Creator. Vol. 2.
- Delezenne, C.**, (97) Recherches sur la coagulation du sang chez les Oiseaux. in: Arch. Phys. Norm. Path. (5) Tome 9.
- Demoor, J.**, (91a) Recherches sur la marche des Insectes et des Arachnides. in: Arch. Biol. Tome 10.
- —, (91b) Recherches sur la marche des Crustacés. in: Arch. Z. Expér. (2) Tome 9.
- Dohrn, A.**, (75) Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels. Leipzig.
- Drago, U.**, (99) Ricerche su una nuova specie d'Enchitreide. in: Ricerche Lab. Anat. Roma Vol. 7.
- Ehlers, E.**, (64) Die Borstenwürmer. Leipzig.
- —, (87) Florida-Anneliden. in: Mem. Mus. Harvard Coll. Vol. 15.
- —, (92) Die Gehörorgane der Arenicolen. in: Zeit. Wiss. Z. 53. Bd. Suppl.
- Eisig, H.**, (80) Über das Vorkommen eines schwimmbblasenähnlichen Organs bei Anneliden. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 2. Bd.
- —, (82) Zum Verständniss des Commensalismus der Einsiedlerkrebse und Seeanemonen. in: Ausland No. 35.
- —, (83) Biologische Studien. in: Kosmos 13. Bd.
- —, (87) Monographie der Capitelliden. in: Fauna Flora Golf Neapel 16. Monographie.
- —, (98) Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 13. Bd.
- Emery, C.**, (87) Intorno alla muscolatura liscia e striata della *Nephthys scolopendroides* D. Ch. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 7. Bd.
- Franz, F.**, (03) Über den die Blutgerinnung aufhebenden Bestandtheil des medicinischen Blutegels. in: Arch. Exper. Path. Pharmac. 49. Bd.
- Friedländer, B.**, (88) Über das Kriechen der Regenwürmer. in: Biol. Centralbl. 8. Bd.
- —, (94) Beiträge zur Physiologie des Centralnervensystems und des Bewegungsmechanismus der Regenwürmer. in: Arch. Gesamte Phys. 55. Bd.
- Fürth, O. v.**, (03) Vergleichende chemische Physiologie der niederen Thiere. Jena.
- Gaubert, P.**, (90) Sur la locomotion des Arthropodes. in: Bull. Soc. Philomath. Paris (5) Tome 3.
- Giard, A.**, (87) L'autotomie dans la série animale. in: Revue Sc. Paris (3) Tome 13.
- —, (97) Sur l'autotomie parasitaire etc. in: C. R. Soc. Biol. Paris (10) Tome 4.
- Goodrich, E. S.**, (00) On the nephridia of the Polychaeta. Part 3. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 43.
- Graber, V.**, (77) Die Insekten. in: Naturkräfte 21. Bd. München.
- Graff, L.**, (77) Das Genus *Myxostoma*. Leipzig.
- Gravier, Ch.**, (00) Contribution à l'étude des Annélides polychètes de la mer Rouge. 1. Partie. in: Nouv. Arch. Mus. H. N. Paris (4) Tome 2.
- Greeff, R.**, (76) Untersuchungen über die Alciopiden. in: Nova Acta Leop. Car. 39. Bd.
- Grube, E.**, (61) Mittheilungen über Aufenthaltsorte der Anneliden. in: Ber. 35. Vers. D. Naturf. Aerzte.
- —, (75) Annulata Semperiana, Beiträge zur Kenntniss der Annelidenfauna der Philippinen. in: Mém. Acad. Sc. Pétersbourg (7) Tome 25.
- Hamaker, J.**, (98) The nervous system of *Nereis virens* Sars, a study in comparative neurology. in: Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 32.
- Harrington, N. R.**, (97) On Nereids commensal with Hermit Crabs. in: Trans. New York Acad. Sc. Vol. 16.



- Haycraft, J. B.**, (84) On the action of a secretion obtained from the medicinal Leech on the coagulation of the blood. in: Proc. R. Soc. London Vol. 36.
- Heidenhain, R.**, (91) Versuche und Fragen zur Lehre von der Lymphbildung. in: Arch. Gesamte Phys. 49. Bd.
- Hesse, R.**, (99) Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. 5. Die Augen der polychäten Anneliden. in: Zeit. Wiss. Z. 65. Bd.
- — —, (02) Idem. 5. Weitere Thatsachen. Allgemeines. ibid. 72. Bd.
- Jordan, H.**, (04) Die physiologische Morphologie der Verdauungsorgane bei *Aplrodite aculeata*. in: Zeit. Wiss. Z. 78. Bd.
- Iwanow, P.**, (04) Über die Regeneration der Segmente bei den Polychäten. in: Trav. Soc. Natural. Pétersbourg. Vol. 35.
- Kennel, J.**, (86) Entwicklungsgeschichte von *Peripatus*. 2. Theil. in: Arb. Z. Inst. Würzburg 5. Bd.
- Kleinenberg, N.**, (86) Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. in: Zeit. Wiss. Z. 14. Bd.
- Korschelt, E.**, (93) *Ophryotrocha puerilis* Clap. Metchn. und die polytrochen Larven eines anderen Anneliden etc. in: Zeit. Wiss. Z. 57. Bd.
- Korschelt, E.**, & **K. Heider**, (90) Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. 1. Heft.
- Lang, A.**, (03) Beiträge zu einer Trophocöltheorie etc. in: Jena. Zeit. Naturw. 35. Bd.
- Langdon, T. E.**, (00) The sense-organs of *Nereis virens* Sars. in: Journ. Comp. Neur. Granville Vol. 10.
- Langerhans, P.**, (81) Über einige canarische Anneliden. in: Nova Acta Leop. Car. 62. Bd.
- Lankester, E. Ray**, (04) The Structure and Classification of the Arthropoda. Appendix. On the movements of the Parapodia of *Peripatus*, Millipedes and Centipedes. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 47.
- Ledoux, A.**, (96) Recherches comparatives sur les substances qui suspendent la coagulation du sang. in: Arch. Biol. Tome 14.
- Leuckart, R.**, (93) Die Parasiten des Menschen. 2. Aufl. Leipzig 1. Bd.
- List, Th.**, (95a) Morphologisch-biologische Studien über den Bewegungs-Apparat der Arthropoden. 1. Theil. *Astacus fluviatilis*. in: Morph. Jahrb. 22. Bd.
- — —, (95b) Idem. 2. Theil. Die Decapoden. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 12. Bd.
- Loeb, J.**, (94) Beiträge zur Gehirnphysiologie der Würmer. in: Arch. Gesamte Phys. 56. Bd.
- Loeb, L.**, & **A. J. Smith**, (04) Über eine die Blutgerinnung hemmende Substanz in *Ancylostoma caninum*. in: Centralbl. Bakt. 1. Abth. 37. Bd.
- Ludwig, H.**, (05) Ein entoparasitischer Chätopod in einer Tiefsee-Ophiure. in: Z. Anz. 29. Bd.
- Malaquin, A.**, (93) Recherches sur les Syllidiens. in: Mém. Soc. Sc. Arts Lille.
- Marenzeller, E. v.**, (74) Zur Kenntniss der adriatischen Anneliden. in: Sitzungsber. Akad. Wien 69. Bd.
- — —, (75) Zur Kenntniss der adriatischen Anneliden. 2. Beitrag. ibid. 72. Bd.
- — —, (04a) *Lagisca irritans* sp. nov., ein Symbiont von Hydrokorallen. in: Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 43.
- — —, (04b) Stein- und Hydrokorallen. ibid.
- Marey, G. J.**, (93) Le Mouvement. Paris.
- Maxwell, S. S.**, (97) Beiträge zur Gehirnphysiologie der Anneliden. in: Arch. Gesamte Phys. 67. Bd.
- Meyer, E.**, (88) Studien über den Körperbau der Anneliden. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 5. Bd.
- — —, (90) Die Abstammung der Anneliden etc. in: Biol. Centralbl. 10. Bd.
- — —, (91) Studien über den Körperbau der Anneliden. 5. Das Mesoderm der Ringelwürmer. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 14. Bd.
- Mc Intosh, W. C.**, (77) On the Annelida obtained during the Cruise of H. M. S. Valorous to Davis Strait in 1875. in: Trans. Linn. Soc. London (2) Vol. 1.
- — —, (85) Report on the Annelida Polychæta collected by H. M. S. Challenger. Vol. 12.
- Monticelli, F. S.**, (92) Notizia preliminare intorno ad alcuni inquilini degli Holothurioidea del Golfo di Napoli. in: Monit. Z. Ital. Vol. 3.
- Moore, J. P.**, (04) Some Pelagic Polychæta new to the Woods Hole Fauna. in: Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia. Vol. 55.
- Müller, F.**, (64) Für Darwin. Leipzig.

- Panceri, P., (68) Altre larve di Aleiopide parassite della *Cydlippe densa* Forsk. in: Rend. Accad. Napoli Anno 1868 (nach Separatum citirt).
- Pereyaslawzewa, S., (96) Mémoire sur l'organisation de la *Nerilla antennata* O. Schmidt. in: Ann. Sc. N. (8) Tome 1.
- Pierantoni, U., (92) L'ovidutto e la emissione delle uova nei Tubificidi. in: Arch. Z. Napoli Vol. 1.
- , (93) La gestazione esterna [etc.]. ibid. Vol. 1.
- Pruvot, G., & E. Racovitza, (95) Matériaux pour la faune des Annélides de Banyuls. in: Arch. Z. Expér. (3) Tome 3.
- Quatrefages, A. de, (65) Histoire Naturelle des Annelés etc. Paris.
- Racovitza, E., (96) Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides polychètes. in: Arch. Z. Expér. (3) Tome 4.
- Reibisch, J., (94) Die pelagischen Phyllodociden der Plankton-Expedition der Humboldtstiftung. Dissert. Halle.
- , (95) Die pelagischen Phyllodociden und Typhloscoleciden der Plankton-Expedition. in: Ergeb. Plankton-Exp. 2. Bd.
- Retzius, G., (91) Über Nervenendigungen an den Parapodienborsten und über die Muskelzellen der Gefässwände bei den polychäten Annulaten. in: Verh. Biol. Verein Stockholm 3. Bd.
- , (92) Das sensible Nervensystem der Polychäten. in: Biologische Untersuchungen (2) 4. Bd.
- Riggenbach, E., (92) Die Selbstverstümmelung der Thiere. in: Anat. Hefte 2. Abth. 12. Bd.
- Rossi, G., (91) Sulla locomozione dei Miriapodi. in: Atti Soc. Lig. Sc. N. Genova Vol. 12 (Separat-Abdruck).
- Sabbatani, L., (99) Ferment anticoagulant de l'*Irodes ricinus*. in: Arch. Ital. Biol. Tome 31.
- Saint-Joseph, . . . de, (86) Les Annélides polychètes des côtes de Dinard. Première Partie. in: Ann. Sc. N. (7) Tome 1.
- , (88) Idem. Seconde Partie. ibid. (7) Tome 5.
- Schack, F., (86) Anatomisch-histologische Untersuchung von *Nephtys coeca* Fabr. Dissert. Kiel.
- Schmarda, L. K., (61) Neue wirbellose Thiere. Zweite Hälfte. Leipzig.
- Schmiedeberg, O., (82) Über die chemische Zusammensetzung der Wohnröhren von *Omphis tubicola* Müll in: Mitth. Z. Stat. Neapel 3. Bd.
- Smidt, H., (91) Ganglienzellen in der Schlundmuskulatur der Pulmonaten. in: Arch. Mikr. Anat. 57. Bd.
- Spengel, J. W., (80) Beiträge zur Kenntniss der Gephyreen. 2. Die Organisation des *Echiurus Pallasii*. in: Zeit. Wiss. Z. 31. Bd.
- , (81) *Oligognathus Bonelliae*, eine schmarotzende Eunicee. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 3. Bd.
- Spiess, C., (93) Recherches morphologiques, histologiques et physiologiques sur l'appareil digestif de la Sangsue (*Hirudo medicinalis*). in: Revue Suisse Z. Tome 11.
- , (94) Recherches anat. et hist. sur l'appareil digestif de l'Aulastome (*Aulastoma gulo*). ibid. Tome 12.
- Steiner, J., (90) Die Funktionen des Centralnervensystems der wirbellosen Thiere. in: Sitzungsab. Akad. Berlin.
- Strasser, H., (82) Zur Lehre von der Ortsbewegung der Fische durch Biegungen des Leibes [etc.]. Stuttgart.
- Stummer-Traunfels, R. v., (93) Beiträge zur Anatomie und Histologie der Myxostomen. 1. *Myxostoma asteriae*. in: Zeit. Wiss. Z. 75. Bd.
- Thilo, O., (99) Sperrvorrichtungen im Thierreiche. in: Biol. Centralbl. 19. Bd.
- Turnbull, F. M., (76) On the anatomy and habits of *Nereis virens*. in: Trans. Connecticut Acad. Vol. 3.
- Üxküll, J. v. (98), Die Physiologie der Pedicellarien. in: Zeit. Biol. 37. Bd.
- , (94) Die ersten Ursachen des Rhythmus in der Thierreihe. in: Ergeb. Phys. 3. Jahrgang.
- , (95a) Leitfaden in das Studium der experimentellen Biologie der Wasserthiere. Wiesbaden.
- , (95b) Studien über den Tonus. 3. Die Blutegel. in: Zeit. Biol. 46. Bd.
- Vignal, W., (83) Recherches histologiques sur les centres nerveux de quelques Invertébrés. in: Arch. Z. Expér. (2) Tome 1.
- Whitelegge, T., (90) Report on the Worm disease affecting the Oysters on the coast of New South Wales. in: Rec. Austral. Mus. Sydney Vol. 1.
- Wirén, A., (86) *Haematocleptes Terebellidis*, nouvelle Annélide parasite de la famille des Euniciens. in: Bih. Svenska Vet. Akad. Handl. 11. Bd. No. 12 (citirt nach Separatum).
- , (88) Om en hos Eremitkräftor lefvande Annelid. in: Svenska Vet. Akad. Handl. 14. Bd.

ERKLÄRUNG  
der zehn Tafeln.



## Figuren-Erklärung.

In sämtlichen Figuren bedeutet:

<i>Ac</i>	Acicula (Stützborste).	<i>G Schl</i>	Genitalschlauch.
<i>AcP</i>	Acicula-Protractoren (zugleich Antagonisten der Chätopod-Retractoren und Motoren der vorgestreckten Borstenfächer).	<i>GZ</i>	Ganglienzellen.
<i>AcR</i>	Acicula-Retractoren (zugleich Antagonisten der Chätopod-Protractoren).	<i>HsDr</i>	Hämophiline seriale Drüse.
<i>Al</i>	laterale Antennen.	<i>HSdr</i>	Hämophiline Schlunddrüse, <i>d</i> = dorsale, <i>v</i> = ventrale.
<i>Am</i>	mediane Antennen.	<i>LM</i>	Längsmuskulatur, <i>d</i> = dorsale, <i>v</i> = ventrale.
<i>An</i>	Anus.	<i>MB</i>	Muskelbündel.
<i>BC</i>	Bauchstrang-Commiss. <i>a</i> = vordere, <i>p</i> = hintere.	<i>MD</i>	Mitteldarm.
<i>BCv</i>	Bauchstrang-Connectiv.	<i>MDDr</i>	Mitteldarm-Drüse.
<i>BF</i>	Bauchstrang-Fasern.	<i>MDH</i>	Mitteldarm-Höhle.
<i>BG</i>	Bauchstrang-Ganglion.	<i>MDSph</i>	Mitteldarm-Sphincter.
<i>Bn</i>	Borsten.	<i>MF</i>	Muskelfaser.
<i>BnS</i>	Borsten-Spreizer.	<i>MK</i>	Mundkegel.
<i>C</i>	Cuticula.	<i>MKDr</i>	Mundkegel-Drüse.
<i>Cm</i>	Cölom.	<i>MKF</i>	Mundkegel-Fortsatz (zugleich <i>StBB</i> ).
<i>CmNR</i>	Cölom-Nierenkammer.	<i>NG</i>	Nebenganglion.
<i>Cn</i>	Cilien.	<i>Nm</i>	Nephridium.
<i>Cpd</i>	Chätopodium.	<i>Nr</i>	Nerv.
<i>CpdP</i>	Chätopod-Protractor.	<i>Or</i>	Ovar, Ei.
<i>CpdR</i>	Chätopod-Retractor.	<i>P</i>	Peritoneum.
<i>DC</i>	Dorsalcirrus.	<i>Pd</i>	Parapodium.
<i>DCB</i>	Dorsalcirrus-Borste.	<i>PdH</i>	Parapod-Heber.
<i>DCH</i>	Dorsalcirrus-Heber.	<i>PdHE</i>	Parapod-Hauteinstülpung.
<i>DCS</i>	Dorsalcirrus-Senker.	<i>PdRZ</i>	Parapod-Rückwärtszieher, <i>d</i> = dorsaler, <i>v</i> = ventraler.
<i>DD</i>	Darm-Divertikel.	<i>PdS</i>	Parapod-Senker.
<i>DS</i>	Darm-Suspensorien.	<i>PdVZ</i>	Parapod-Vorwärtszieher, <i>d</i> = dorsaler, <i>v</i> = ventraler.
<i>Dt</i>	Dissepiment oder Septum.	<i>Pe</i>	Palpus.
<i>DTs</i>	Darmtasche, segmentale.	<i>Ph</i>	Pharynx, <i>a</i> = vordere, <i>p</i> = hintere Abthlg.
<i>DTc</i>	Darmtasche, cephal.	<i>PhC</i>	Pharynx-Compressoren.
<i>E</i>	Epidermis.	<i>PhD</i>	Pharynx-Dilatatoren.
<i>FCd</i>	Fühlereirrus, dorsaler.	<i>PhM</i>	Pharynx-Mündung.
<i>FCv</i>	Fühlereirrus, ventraler.	<i>PhR</i>	Pharynx-Retractor, <i>rl</i> = ventral-lateraler, <i>rm</i> = ventral-medianer.
<i>FK</i>	Flossenkegel.	<i>PhS</i>	Pharynx-Spalte.
<i>G</i>	Gehirn.	<i>PhSch</i>	Pharynx-Scheide.
<i>Gn</i>	Ganglion.	<i>Pm</i>	Pygidium.
<i>GnFCd</i>	Ganglion des dorsalen Fühlereirrus.	<i>Pod</i>	Podium.
<i>GnFCv</i>	Ganglion des ventralen Fühlereirrus.	<i>PodGn</i>	Podganglion, <i>d</i> = dorsales, <i>l</i> = laterales, <i>v</i> = ventrales.

<i>Pod V</i>	Pod-Vorhöhle.	<i>St</i>	Stilett ( <i>d</i> = dorsales, <i>v</i> = ventrales).
<i>PZ</i>	Präpygidiale Zone.	<i>St B</i>	Stilett-Backen.
		<i>St B B</i>	Stilett-Backen-Band (zugleich <i>MKF</i> ).
<i>RLaS</i>	Risslinie autotomisch getrennter Segmente.	<i>St G</i>	Stilett-Gelenk.
<i>RM</i>	Ringmuskulatur.	<i>St G M</i>	Stilett-Gelenk-Muskel.
<i>RMd</i>	Ringmuskel, dorsaler	<i>St Hph</i>	Stilett-Höhle, pharyngeale.
	Nr. 1 (hinterer Autotomuskel).	<i>St R</i>	Stilett-Retractor ( <i>d</i> = dorsaler, <i>v</i> = ventraler).
	Nr. 2.		
	Nr. 3.	<i>St RL</i>	Stilett-Retractor, Leitmuskel.
	Nr. 4 (vorderer Autotomuskel).	<i>St S</i>	Stilett-Stiel.
<i>Rmv</i>	Ringmuskel, ventraler, Nr. 1 und Nr. 2.	<i>St Sch</i>	Stilett-Scheere.
<i>Rr</i>	Receptor.	<i>St Sch Ö</i>	Stilett-Scheeren-Öffner ( <i>f</i> = frontaler, <i>m</i> = medianer).
<i>S</i>	Segment	<i>St Sch S</i>	Stilett-Scheeren-Schliesser ( <i>d</i> = dorsaler, <i>v</i> = ventraler).
<i>Sd</i>	Stylod	<i>St Sch SL</i>	Stilett-Scheeren-Schliesser, Leitmuskel.
<i>SdM</i>	Stylod-Muskel.	<i>St Sch SR</i>	Stilett-Scheeren-Schliesser, Rolle.
<i>SG</i>	Subösophagealganglion.	<i>St Z</i>	Stilett-Zahn.
<i>SM</i>	Saugmund.		
<i>SMH</i>	Saugmund-Höhle.	<i>TM</i>	Transversale Muskeln.
<i>SN</i>	Saugnapf.	<i>Tm G</i>	Grube der medianen Tentakel.
<i>SNR</i>	Saugnapf-Retractor, <i>d</i> = dorsaler, <i>l</i> = lateraler, <i>v</i> = ventraler.	<i>U</i>	Urit (Schwanzcirrus).
<i>SNr</i>	Seitennerv (1., 2., 3., oder vorderer, mittlerer und hinterer).	<i>VC</i>	Ventralcirrus.
<i>SO</i>	Sehorgan.	<i>VC S</i>	Ventralcirrus-Senker.
<i>Sp</i>	Sperma.	<i>VO</i>	Ventralorgan.
<i>Sp Dr</i>	Spinn-Drüse.		
<i>Sph</i>	Sphincter.	<i>WO</i>	Wimperorgan.
<i>SR</i>	Schlundring.		

Sämmtliche Figuren, deren Vergrößerung durch Beisetzung der ZEISS'schen System- und Ocular-Bezeichnungen angegeben ist, wurden, wo nicht ausdrücklich anders bemerkt, mit Hülfe der ABBE'schen Camera, auf der Höhe des Objecttisches\*), bei 160 mm Tubus-Länge entworfen. Den verschiedenen von mir benutzten Combinationen (wobei die HUYGHENS-Oculare mit ihren römischen und die COMPENSATIONS-Oculare mit ihren arabischen Ziffern nebst beigeseztem c. bezeichnet sind), entsprechen die folgenden Vergrößerungswerthe:

AA. II. 75 mal.

C. II. 150 „

CC. I. 150 „

DD. I. 520 mal. DD. II. 320 mal. DD. 4 c. 350 mal. DD. 6 c. 460 mal.

Apo. 4. I. 240 mal. Apo. 4. 4 c. 330 mal. Apo. 4. 6 c. 430 mal.

Apo. 2,5. 4 c. 610 mal. Apo. 2,5. 6 c. 800 mal. Apo. 2,5. 8 c. 1200 mal.

Apo. 2. 4 c. 700 mal. Apo. 2. 6 c. 900 mal.

Wasser-Immers. 2. 12 c. 2200 mal.

Bei allen Figuren wurde, nebst der Vergrößerung, die Methode, nach welcher die betreffenden Präparate hergestellt wurden, angegeben, und zwar die am häufigsten zur Anwendung gelangten abgekürzt durch: Meth. a., Meth. b. und Meth. c. Meth. a bezeichnet die in Sublimat conservirten, durch Hämacalcium oder durch Hämalaun gefärbten und in Balsam eingeschlossenen Totalpräparate (vergl. Methodik p. 140). Meth. b bezeichnet die ähnlich behandelten Schnittpräparate (vergl. Methodik p. 141). Meth. c bezeichnet die in Glycerin eingeschlossenen Totalpräparate (vergl. Methodik p. 141.)

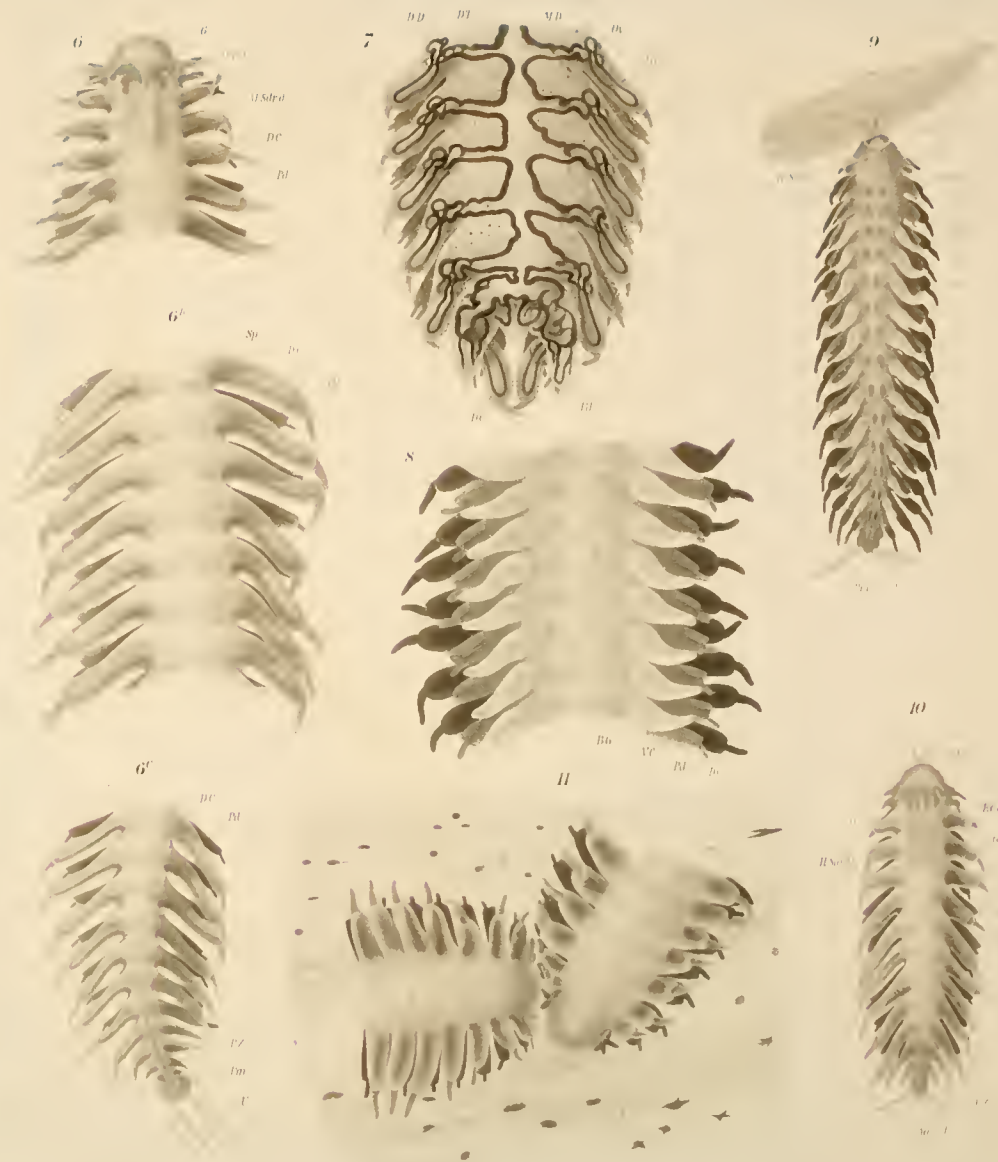
\*) Mehrere in der Tafelerklärung durch ein der System-Ocular-Combination beigefügtes \* kenntlich gemachten Zeichnungen wurden bei Schiefstellung des Stativs (und Zeichenbrettes) angefertigt, wodurch sich deren Vergrößerung ungefähr um  $\frac{1}{4}$  höher stellt, als die der Verticalstellung der Combination entsprechende.

# Tafel 1.

## Allgemeine Körperform.

- Fig. 1. Ein mittelgrosses Exemplar von *Myrus vulgaris* mit aufgerichteten unpaaren Flossen zur Demonstration der zahlreichen, darin eingebohrten Parasiten. Auch die Brustflosse (die linke) enthält zwei solche. Abbildung nach einem lebenden Thiere in natürlicher Grösse.
- Fig. 2. Ein ausgewachsenes, 10 mm langes, hochreifes *Ich.*-♀ und ein ausgewachsenes ca. 6 mm langes, hochreifes *Ich.*-♂ nebeneinander in eine der unpaaren Flossen eingebohrt. Die auf dem abgebildeten Flossenstücke vorhandenen rothen Streifen stellen vom Parasiten verursachte Ecchymosen dar. Abbildung nach den lebenden Thieren. Vergrösserung 8 : 1.
- Fig. 3. Ein junges, 2,8 mm langes, aus 26 Segmenten bestehendes *Ich.*-♀, in eine der unpaaren Flossen eingebohrt. Abbildung nach dem lebenden Thiere. Vergrösserung 8 : 1.
- Fig. 4. Ein 2 mm langes, aus 19 Segmenten bestehendes junges Thier, in eine der unpaaren Flossen eingebohrt. Abbildung nach dem lebenden Thiere. Vergrösserung 8 : 1.
- Fig. 5. Ein 1,5 mm langes, aus 13 Segmenten bestehendes junges Thier, in eine der unpaaren Flossen eingebohrt. Die auf dem abgebildeten Flossenstücke dieser sowie der beiden vorhergehenden Figuren vorhandenen rothen Flecke stellen vom Parasiten verursachte Ecchymosen dar. Abbildung nach dem lebenden Thiere. Vergrösserung 8 : 1.
- Fig. 6. Vorderste Körperregion eines ausgewachsenen reifen ♂ in Pronation. Meth. a. AA. II.
- Fig. 6a. Mittlere Körperregion desselben Thieres in Pronation. Es treten im Bereiche der Dissepimente die mit *Sp* bezeichneten Sperma-Ansammlungen (Hoden) hervor. AA. II.
- Fig. 6b. Hinterste Körperregion desselben Thieres in Pronation. Den Abschluss bildet das die Afteröffnung enthaltende und mit den Uriten ausgerüstete Pygidium. Vor ihm die die neuen Segmente bildende präpygidiale Zone. AA. II.
- Fig. 7. Mittlere Körperregion eines hochreifen ♀ in Pronation. Der durch braune Excretkörper dunkel gefärbte Darm mit seinen segmentalen Taschen und in die Parapodien sowie Cirren ragenden Divertikeln tritt scharf hervor. Zwischen je zwei seiner Taschen haben jederseits die stark angeschwollenen Ovarien ihre Lage. Das Thier hatte kurz vor dem Fange hintere Körpersegmente autotomisch abgestossen und zeigt sein jetziges Ende in der charakteristischen, der Regeneration vorhergehenden Configuration. Besonders hervorzuheben ist an dieser, dass die letzten Parapodien und Cirren nicht wie normaler Weise quer, sondern, ähnlich den am unverletzten Thiere den Abschluss bildenden Uriten, caudad gerichtet sind. Meth. a. AA. II.
- Fig. 8. Mittlere Körperregion eines hochreifen ♀ in Supination. Durch die Bauchwandungen schimmern die Hauptganglien des strickleiterförmigen Bauchstranges. In dieser Körperlage sind dem Beschauer zunächst die Ventralcirren zugekehrt; dann folgen die Parapodien, und zu oberst die Dorsalcirren. Meth. a. AA. II.
- Fig. 9. Ein ca. 1,2 mm langes, aus 15 Segmenten bestehendes junges Thier, welches mit seinen Stiletten noch in der *Myrus*-Flosse steckt und auch noch, allerdings nur in geringem Maasse, den Saugnapf ausgebildet zeigt, in Supination. Meth. a. AA. II.
- Fig. 10. Ein ca. 1 mm langes, aus 12 Segmenten bestehendes junges Thier frei in Pronation. Meth. a. AA. II.
- Fig. 11. Vorderste Körperregionen eines erwachsenen ♀ und erwachsenen ♂, welche tief in die *Myrus*-Flosse eingebohrt und bei voller Saugnapfbildung conservirt wurden, in Pronation. Man beachte, wie insbesondere beim ♂ nicht nur die Fühlercirren, sondern auch die Anhänge des 1. Segments hart an das Flossengewebe angedrückt zu liegen kommen. Die dunklen, mit Fortsätzen versehenen, im Flossenstücke zerstreut liegenden Körper sind Pigmentzellen. Meth. a. AA. II.
- Fig. 12. Abbildung eines Holzmodells der Stiletscheere in ihrer normalen Sperrstellung. Das betreffende Modell wurde nach den auf Tafel 3 abgebildeten Fig. 7—9 angefertigt. Vergrösserung 1200 : 1.











## Tafel 2.

### Haut, Muskulatur, Darmkanal.

- Fig. 1. Flächenansicht der Epidermis vom Vorderkörper eines reifen ♂. Meth. a. DD. 6 c.
- Fig. 2. Eben solche Ansicht von einem anderen reifen ♀. Die Zellen erscheinen stellenweise durch eine Zwischensubstanz voneinander getrennt. Meth. a. DD. 6 c.
- Fig. 3. Die dorsale Längsmuskulatur vom 10.—13. Segment eines reifen ♂. Die gitterförmig nebeneinander geordneten Muskelbänder scheinen an den septalen Hauteinfaltungen unterbrochen zu sein. Das in Pronation befindliche Thier etwas nach links gedreht. Meth. a. DD. 1\*.
- Fig. 4. Stück eines verticalen Längsschnittes durch ein junges ♂ im Bereiche eines Dissepiments und der entsprechenden Hauteinfaltung zur Demonstration der Continuität der Längsmuskulatur. Meth. b. Apo. 2. 4 c.
- Fig. 5. Die dorsale Längsmuskulatur der linken Seite quer durchschnitten. Aus einem Querschnitte durch das 7. Segment eines reifen ♀. Meth. b. Apo. 2. 6 c.
- Fig. 5a. Die ventrale mediane Längsmuskulatur aus demselben Präparate wie Fig. 5. Apo. 2. 6 c.
- Fig. 5b. Die ventrale Längsmuskulatur der rechten Seite aus demselben Präparate wie Fig. 5. Apo. 2. 6 c.
- Fig. 6. Rechte Hälfte eines autotomisch isolirten Segmentes von der Vorderfläche gesehen. In der Tiefe das hintere Septum mit seinen transversalen Muskeln und dem Darmsphincter. Oberflächlicher (dem Beschauer zu) die transversalen Muskeln der Vorhöhle des Podiums, die transversalen Muskeln der Nierenkammern und von locomotorischen Muskeln der dorsale Parapod-Rückwärtszieher und der Parapod-Senker. Endlich von Cirrusmuskeln der Dorsalcirrus-Heber und -Senker. Von anderen Organen noch in situ die Spinndrüse und die seriale hämophile Drüse. Meth. Maceration Osm. 0,1%, Glycerin. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 7. Stück eines Muskelbündels von der Stammes-Längsmuskulatur eines autotomisch isolirten Segmentes. Verbreiterung resp. Verdünnung der Muskelfasern an der autotomischen Rissstelle. Meth. Maceration Osm. 0,1, Eosin, Glycerin. Apo. 2,5. 6 c.
- Fig. 7a. Durch ähnliche Maceration isolirte Muskelfaser eines Parapod-Muskels. Apo. 2,5. 6 c.
- Fig. 8. Erste 4 Segmente eines reifen ♀ in Pronation. Die bis zur Grenze des 4./5. Segments gitterförmig nebeneinander geordneten Bündel der dorsalen Längsmuskulatur rücken von da ab zu vier durch weite Lücken getrennten Strängen zusammen. Im Bereiche des 2. Segmentes zerfallen aber diese Stränge, insbesondere die äusseren, wieder in ihre Bündel, welche nun durch vorgebildete Spalten unter dem Gehirn wegziehen, um die dorsalen Retractoren des Saugnapfes zu bilden. Meth. c. DD. I.
- Fig. 9. Vollständig ausgebildeter Saugnapf eines reifen ♀ in Supination. Allseitig vom Saugnapfe umschlossen liegt der Mundkegel mit den Stiletten. Die Saugnapfretractoren (die rostralen Enden der ventralen Längsmuskulatur) sind vom Saugnapfe bedeckt. Meth. Seewasser-Alcohol, Carmin, Balsam. DD. I.
- Fig. 10. Weniger ausgebildeter Saugnapf eines erwachsenen Thieres in Supination. Der Mundkegel mit den Stiletten erscheint im Saugnapfe von einer hufeisenförmigen Falte umgeben. Von den ventralen Saugnapfretractoren sind die äusseren zu sehen. Ausserdem liess das Präparat die tiefer gelegenen, im Bereiche des 2. Podiums jederseits entspringenden, lateralen Saugnapfretractoren erkennen. Meth. Formol, Glycerin. DD. I.
- Fig. 11. Noch weniger ausgebildeter Saugnapf eines erwachsenen Thieres in Supination. Pharynx nebst Mundkegel mit Stiletten stark zurückgezogen. Die gesamten ventralen Saugnapfretractoren sowie die im Bereiche des Saugnapfandes gelegenen, unausgebildeten Palpen sind dargestellt. Meth. Formol, Glycerin. DD. I.
- Fig. 12. Ähnliches Saugnapfstadium eines erwachsenen Thieres in Supination, bei welchem aber Mundkegel und Pharynx weniger stark zurückgezogen sind. Auch hier die gesamten ventralen Saugnapfretractoren klar zu erkennen. Die Stilette sind in dem (abgeschnittenen) Flossenkegel des Wohntieres (*Myrus*) stecken geblieben, so dass die innige Verbindung zwischen diesem Kegel einer- und dem Mundkegel andererseits zur Anschauung gelangt. Meth. c. DD. I.
- Fig. 13. Saugnapfbildung im Initialstadium fixirt. Man sieht, wie die seitlichen und ventralen Saugnapfretractoren von allen Seiten aus begonnen haben, die Mundkegel-Region einzustülpen, und wie diese Region dementsprechend gefaltet ist. Die Stilette sind abgerissen, so dass der rundliche, von dem Mundkegel-Fortsatz umgebene Mund und die winzige Mundhöhle zu sehen sind. Nach einem erwachsenen Thiere in Supination. Meth. c. DD. I.
- Fig. 14. Mundkegel eines jungen ♀ im optischen Schnitte (Supination). Die Stilette sind abgerissen und ihre Gelenke in der Mundhöhle (im Stoma) stecken geblieben. Der durch derbe Wandungen ausgezeichnete Spalt des Pharynx ragt tief in das Stoma hinein (wurde offenbar durch die Stilettgelenke festgehalten). Links und rechts die Ausführungsgänge der im Bereiche des Stomas mündenden, ventralen hämophilen Schlunddrüsen. Meth. a. Apo. 2,5. 4 c.









## Tafel 3.

### Darmkanal.

- Fig. 1. Vorderende eines 1,3 mm langen, 16 Segmente zählenden Juvenis in Supination. Das Thier ist mit seinen Stiletten in der abgetrennten *Myrus*-Flosse stecken geblieben und so conservirt worden. Man sieht, wie der eingebuchtete Flossenkegel den Mundkegel umfasst. Durch die Befreiungsversuche wurde das Vorderende des Thieres nahezu ganz hervorgezerrt, so dass vom Saugnapfe nur eine Andeutung geblieben ist. Meth. a. DD. I.
- Fig. 2. Stück eines halbfrontalen Längsschnittes durch die total ausgestreckte vorderste Körperregion eines erwachsenen ♀, welches in der *Myrus*-Flosse stecken geblieben war und so conservirt und in Schnitte zerlegt wurde. Das im Schnitte zur Ansicht gelangende, im Flossengewebe befestigte Stilett ist in Folge der heftigen Befreiungsversuche des Thieres vom Gelenke abgerissen. Der Riss des Mund- und Flossenkegels dagegen ist wohl zufällig, während des Schneidens eingetreten. Meth. b. Apo. 4. 4 c\*.
- Fig. 3. Vordertheil eines erwachsenen Thieres in Supination zur Demonstration der ventral-medianen und ventral-lateralen Pharynx-Retractoren. Diese Retractoren haben ihre Lage unter den median-ventralen Längsmuskeln, resp. Saugnapf-retractoren, welche daher in der an dieser Stelle bei tiefer Einstellung angefertigten Zeichnung weggelassen wurden. Meth. c. DD. I.
- Fig. 4. Querschnitt durch die Mitte der vorderen Pharynx-Abtheilung. In der Mitte die von einem Epithel ausgekleidete Pharynxspalte und zu deren Seiten die Ganglien. Von den zahlreichen theils quer, theils mehr längs getroffenen Muskeln gehören einzelne zu den Pharynx-Dilatatoren, andere zu den Stiletten. Meth. b. Apo. 4. 6 c.
- Fig. 5. Stück eines frontalen Längsschnittes durch die vordere Pharynx-Abtheilung. Meth. b. Apo. 2,5. 4 c.
- Fig. 6. Frei präparirter Pharynx von der Bauchseite zur Demonstration der die vordere Abtheilung umziehenden Compressoren. Meth. Formol, Glycerin. Apo. 2,5. 4 c.
- Fig. 7. Ein ventrales Stilett im Profil von der Zahnseite aus gesehen. Vom Stiele ist nur die Basis abgebildet. Man sieht, wie die auf ihrer Innenseite von einem scharfen Rande (der Schneide des Löffels) begrenzten Zähne dachziegelartig übereinander liegen und wie sie jeder Rückwärtsbewegung Widerhaken ähnlich entgegenwirken müssen. Meth. Maceration Kali, Glycerin. Apo. 2,5. 8 c.
- Fig. 8. Ein ventrales Stilett im Profil von der Schneideseite aus gesehen. Vom Stiele ist nur die Basis abgebildet. Meth. Maceration Kali, Glycerin. Apo. 2,5. 8 c.
- Fig. 9. Ein ventrales Stilett von der Fläche, und zwar von der concaven Innenfläche aus gesehen. Vom Stiele ist nur die Basis abgebildet. Es ist klar, dass beide Ränder des löffelförmigen Gebildes scharf sind, und dass die (durchscheinenden) Zähne auf der convexen Seite liegen. Meth. Maceration Kali, Glycerin. Apo. 2,5. 8 c.
- Fig. 10. Stilettgelenke, deren Backen abgerissen sind, bei hoher Einstellung, so dass die Rissstellen zur Ansicht gelangen. Links das dorsale Gelenk mit dem Gelenkhöcker, rechts das ventrale mit der Gelenkpfanne. Meth. a. Apo. 2,5. 4 c.
- Fig. 10a. Dieselben bei etwas tieferer Einstellung, bei welcher der die beiden Gelenke verbindende Muskel (das Gelenkband) zum Vorschein kommt. Meth. a. Apo. 2,5. 4 c.
- Fig. 10b. Dieselben bei noch tieferer Einstellung, welche die Stilettstiele erkennen lässt. Meth. a. Apo. 2,5. 4 c.
- Fig. 11. Die ganz vorgestreckte Kopfregion eines ausgewachsenen, lebend unter Deckglasdruck gezeichneten Thieres in Supination, hauptsächlich zur Demonstration der pharyngealen Stilett-Höhlen mit ihrer Flüssigkeit, in welche die Stilette zurückgezogen werden können. Die Stilette befinden sich in ihrer Normalstellung (zur Stilettsehere vereinigt). Im Bereiche der Stilettbacken sieht man den in Falten gelegten Mundkegelfortsatz, welcher die Function eines Backen-Bandes erfüllt. Von Stilett-Muskeln ist nur der ventrale Stilett-Retractor abgebildet. Ansserdem noch die Mundkegel-Drüsen, die ventralen hämophilinen Schlunddrüsen und der Pharynx nebst dem Anfange des Mitteldarmes. Apo. 4. 6 c.
- Fig. 12. Aus der etwas zurückgezogenen Kopfregion eines ausgewachsenen, ebenfalls lebenden Thieres in Pronation wurde nur der Pharynx unter Deckglasdruck gezeichnet. Die beiden Stilette liegen, unter Ausschaltung der Gelenke, in dem Pharynx zurückgezogen; mit ihnen ist der Liquor der Stilett-Höhlen nach hinten gewandert. Apo. 4. 6 c.
- Fig. 13. Die ganz vorgestreckte Kopfregion eines ausgewachsenen, lebend unter Deckglasdruck in Pronation gezeichneten Thieres zur Demonstration der Stilett-Muskulatur. Die Stilette befinden sich in der Ruhestellung zur Stilettsehere vereinigt. Nebst den Scheeren-Öffnern und Scheeren-Schliessern mit ihren Rollen sind auch die Stilett-Retractoren sowie ihre Ganglien zu erkennen. Von anderen Organen sind die dorsalen hämophilinen Schlunddrüsen und die Mundkegel-Drüsen im Umrisse abgebildet. Apo. 2,5. 4 c.
- Fig. 14. Pharynx mit der Stilett-Muskulatur eines conservirten erwachsenen Thieres in Supination. Die durch Conservirung col-labirten Stiele der zur Stilettsehere combinirten Stilette sind nicht sichtbar und daher nach Fig. 11—13 zu ergänzen. Ausser den schon nach frischen Präparaten abgebildeten Stilett-Retractoren sowie Scheeren-Öffnern und -Schliessern sind hier noch die Leitmuskeln und einer der Pharynx-Compressoren zu erkennen, ferner das Epithel der Pharynxspalte nebst deren Dilatatoren. Meth. Formol, Glycerin. Apo. 2,5. 4 c.
- Fig. 15. Pharynx eines conservirten, erwachsenen Thieres in Supination zur Demonstration der diversen Ganglien. In der Mitte der vorderen Pharynx-Abtheilung die beiden übereinander gelegenen mächtigen Ganglien der Stilett-Retractoren. Zu beiden Seiten je 4 grosse Ganglienzellen im Bereiche der Pharynx-Dilatatoren. Dazwischen noch 2 compacte, dunklere, nierenförmige Ganglienzellenhäufen, welche wahrscheinlich die automatischen Centren der Scheerenschliesser darstellen. Endlich sind noch in der hinteren Pharynx-Abtheilung zwei Ganglien für die Dilatatoren vorhanden. Auch hier waren die Stilett-Stiele im Präparate nicht mehr zu erkennen. Von Stilettmuskeln sind nur die Retractoren und von Pharynx-Muskeln die Dilatatoren dargestellt. Meth. a. Apo. 2,5. 4 c.
- Fig. 16. Nach Maceration isolirte Stilettsehere im Profil. Der aus der verdickten Cuticula bestehende Mundkegel ist mit scharfem Rande abgerissen. Seine Drüsen sind dabei hängen geblieben. An den Stiletten blieben ferner die cuticularen, die Stilett-Muskeln vor Zerrungen schützenden Fäden hängen. Meth. Kali, Glycerin. Apo. 4. 6 c.
- Fig. 17. Nach Maceration isolirte Stilettsehere von der Breitseite. Vom dorsalen (linken) Stilett ist dem Beschauer die concave, vom ventralen (rechten) dagegen die convexe Seite zugekehrt. Auch hier ist der Mundkegel mit scharfem Rande abgerissen. Der im vorhergehenden Präparate glatte Mundkegel-Fortsatz (das Stilett-Backenband) erscheint hier in Falten gelegt, welche leicht Fasern vortäuschen können. Meth. Kali, Glycerin. Apo. 4. 6 c.
- Fig. 18. Nach Maceration isolirte Stilettsehere von ihrem distalen Ende aus (und in Folge dessen verkürzt) gesehen. Die die Gelenke ausfüllenden Kügelchen sind erhalten geblieben. Meth. Kali, Glycerin. Apo. 4. 6 c.
- Fig. 19. Durch Maceration isolirte Stilettsehere nebst Mundkegel. Die im Profil sich darstellenden Stilette waren im Begriffe, durch den Mundkegelfortsatz (das Stilett-Backenband) zurückgezogen zu werden. Auch hier sind die die Gelenke ausfüllenden Kügelchen zu sehen. Meth. Kali, Glycerin. Apo. 4. 6 c.
- Fig. 20. Durch Maceration isolirte Stilettsehere nebst Mundkegel. Die aus ihren Gelenken ausgeschnappten Stilette noch tiefer zurückgezogen. Der die Gelenke verbindende Muskel sowie die die Gelenke erfüllenden Kügelchen sind erhalten geblieben. Meth. Kali, Glycerin. Apo. 4. 6 c.







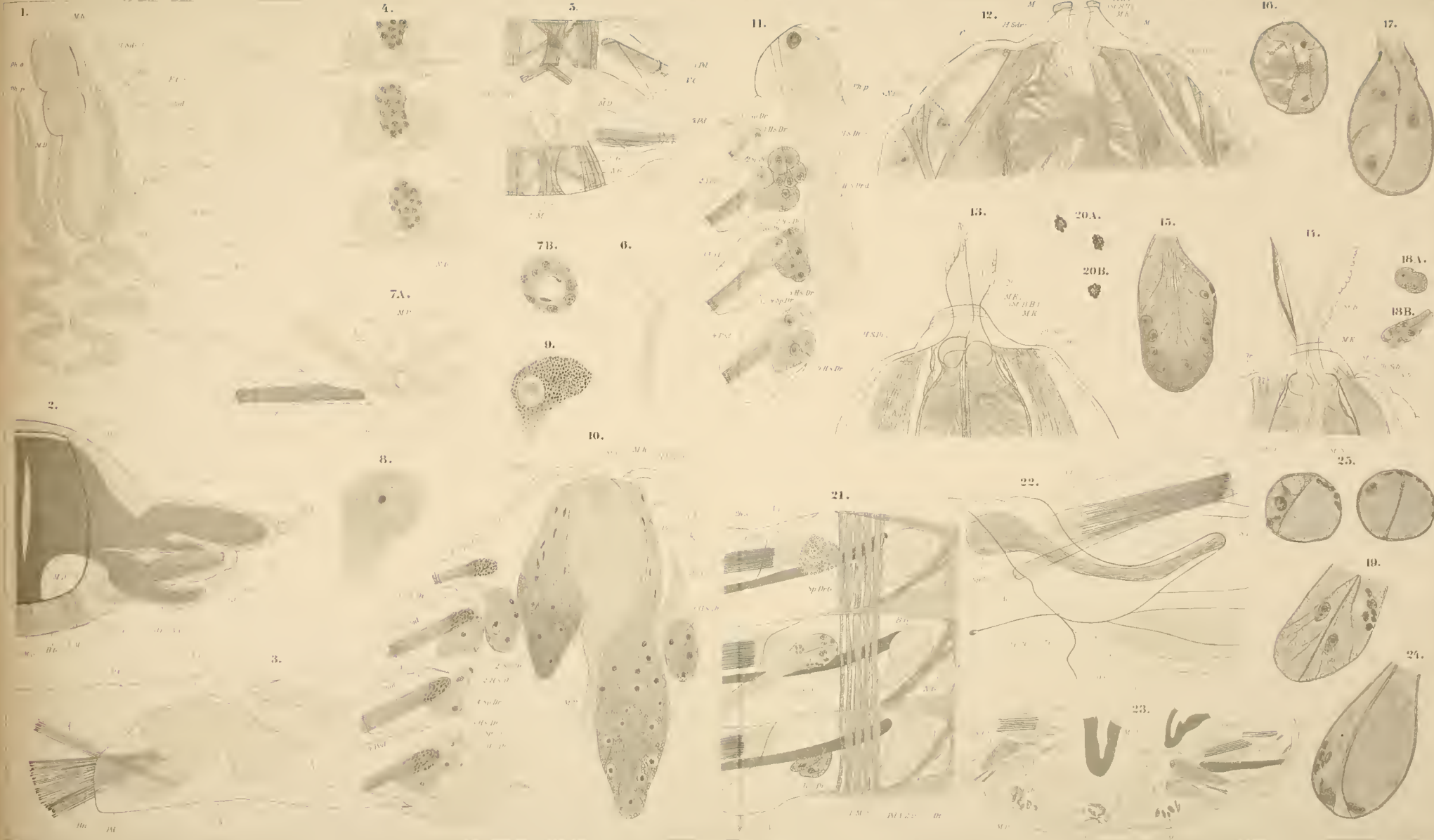


## Tafel 4.

### Darmkanal, hämophile Schlunddrüsen, hämophile seriale Drüsen und Spinndrüsen.

- Fig. 1. Rechte Seite des Vorderendes eines reifen ♀ in Pronation im optischen Schnitte gezeichnet. Das Bild demonstriert die cephalen Darmtaschen. Nur im 3. Segmente waren die von diesen abgehenden Darmdivertikel zu erkennen. Meth. a. C. II.
- Fig. 2. Rechte Hälfte eines nach Maceration autotomisch isolierten Segments aus der mittleren Körperregion eines reifen ♀ von der Vorderseite gesehen. Hauptzweck des Bildes ist, die segmentale Darmtasche mit ihren podialen Divertikeln im Zusammenhang zu zeigen. Meth. Osm. 0,1%, Glycerin. CC. I.
- Fig. 3. Das parapodiale Darmdivertikel nach einem lebenden erwachsenen Thiere in Supination unter Deckglasdruck gezeichnet. Man sieht wie dieses Divertikel in 3 Unterabtheilungen gegliedert ist. DD. I.
- Fig. 4. Die segmentalen, eosinophilen Mitteldarm-Drüsen dreier conservirter Segmente aus der Körpermitte eines reifen ♀ in Supination; die übrigen Darmtheile wurden nicht gezeichnet und von anderen Organen nur die benachbarten Haupt- und Nebenganglien des Bauchstranges. Meth. a. C. II.
- Fig. 5. 4. und 5. Segment eines in toto conservirten, erwachsenen Thieres in Supination. Zwischen diesen beiden Segmenten ist spontan Autotomie erfolgt, und zwar derart, dass von den 4 Muskelringen des Darmsphincters 3 am Darmende des 4. und 1 am Darmende des 5. geblieben sind. An letzterem Sphincter hat sich die dorsal-mediane Verkittung gelöst, so dass er in seine 2 Halbringe gespalten erscheint. Meth. c. CC. I.
- Fig. 6. Stück eines vom Darms abgelösten Sphincters, und zwar die Stelle, wo die Halbringe dorso-median verbreitert und verlöthet sind. Meth. c. Apo. 2,5. 4 c.
- Fig. 7. Rechte Hälfte des 12. Segments eines reifen ♂ in Pronation. Der Darm im optischen Schnitte zur Demonstration des in das Darmdivertikel des Dorsalcirrus führenden Sphincters. Meth. a. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 7a. Der Sphincter der vorhergehenden Figur stärker vergrößert. Apo. 2,5. 4 c.
- Fig. 8. Nach Maceration isolirte Zelle vom Darmdivertikel des Dorsalcirrus eines reifen ♀. Meth. Osm. 0,1%, Glycerin. Apo. 2,5. 6 c.
- Fig. 9. Nach Maceration isolirte Zelle von der Darmtasche desselben Thieres, von dem Fig. 8. Die zahlreichen braunen Körner sind nicht zur Ausscheidung gelangte Excretionsproducte. Meth. Osm. 0,1%, Glycerin. Apo. 2,5. 6 c.
- Fig. 10. Vorderste Körperregion eines in Pronation befindlichen reifen ♀ im optischen Schnitte gezeichnet. Rechts Einstellung auf die dorsale, links auf die ventrale hämophile Schlunddrüse. Ausserdem wurden links die ersten 4 serialen hämophilen Drüsen sowie die 4 ersten Spinndrüsen gezeichnet. Von den serialen hämophilen Drüsen ist allein das 1., als »seitliche hämophile Drüsen« fungirende Paar mit Ausführungsgängen versehen; die übrigen sind unausgebildete, zweizellige Anlagen. Als ähnlich unausgebildete doppelzellige Anlagen stellen sich die Spinndrüsen der ersten 4 Segmente dar. Man beachte die grosse structurelle Übereinstimmung zwischen der 1. serialen hämophilen Drüse und der dorsalen Schlunddrüse rechter Seite. Auch sind auf der Zeichnung das Ende des rechten cephalen Darmdivertikels und der linke Genitalschlauch im Umriss wiedergegeben. Meth. a. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 11. Rechte Seite der vordersten Körperregion eines  $\frac{3}{4}$  mm langen, 8 Segmente zählenden jungen Thieres in Supination im optischen Schnitte gezeichnet. Die (im 2. Segmente gelegene) hämophile seriale Drüse des 1. Segments bildet noch einen Zellklumpen ohne Ausführungsgang. Während die dem 2. und 4. Segment zugehörigen Drüsen gleicher Kategorie, wie in der Regel, auf dem Stadium von Doppelzellen (von denen aber nur je Eine sichtbar) verharren, hat sich die des 3. Segments zu einem ähnlich vielzelligen Gebilde wie diejenige des 1. Segments ausgebildet. Ferner sind die unausgebildeten etwas vor und unter den serialen hämophilen Drüsen gelegenen Spinndrüsen der 4 ersten Segmente zu sehen. Ein Theil des Pharynx und die hämophilen Schlunddrüsen sind im Umriss wiedergegeben. Meth. a. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 12. Vorderste, total ausgestreckte Körperregion eines in Supination befindlichen Thieres mittlerer Grösse, im optischen Schnitte gezeichnet. Man sieht die ventralen hämophilen Schlunddrüsen an der Basis des Mundkegels enden, münden. Nach innen von ihnen münden die Mundkegeldrüsen. Dieses von den Stiletten befreite Präparat liess auch sehr deutlich das Verhältniss zwischen Stoma und Pharynx erkennen. Es zeigt nämlich, wie die Mündung des Pharynx von einem kräftigen cuticularen Ringe eingesäumt wird, welcher bei Annäherung an den Mundkegel die Schlundhöhle mit der Mundhöhle in Verbindung bringt. Ausserdem sind die distalen Abschnitte der ventralen Saugnapf-Retractoren nebst ihren Ganglien abgebildet. Meth. c. Apo. 2,5. 4 c.
- Fig. 13. Vorderste, total ausgestreckte Körperregion eines mittelgrossen ♀ in Supination. Man sieht, wie die hämophilen Schlunddrüsen durchaus unabhängig vom Pharynx an der Basis des Mundkegels münden. Ferner zeigt die Figur als seltenen Fall die (meist dem Pharynx anliegende) Pharynxscheide deutlich abgehoben. Die Stilette sind durch die Säure der Conservirungs-Flüssigkeit stark deformirt. Meth. c. Apo. 2,5. 4 c.
- Fig. 14. Vorderste, total ausgestreckte Körperregion eines 1,2 mm langen, 15 Segmente zählenden jungen Thieres in Supination. Im Bereiche der Mündung der hämophilen Schlunddrüsen sind einzelne Secretstrassen erkennbar. Auch hier hat sich die Pharynx-Scheide etwas vom Pharynx abgehoben. Man beachte die Grösse der Stilette dieses jugendlichen Thieres (durch Vergleich mit den bei derselben Vergrößerung gezeichneten Erwachsener in Fig. 13 und 14, Tafel 3). Meth. a. Apo. 2,5. 4 c.
- Fig. 15. Frontaler Längsschnitt durch die linke, dorsale hämophile Schlunddrüse eines jungen ♂. Man sieht, wie die einzelnen von Secretkügelchen erfüllten Drüsenzellen durch ein Fachwerk voneinander geschieden sind. Meth. b. Apo. 2,5. 6 c.
- Fig. 16. Querschnitt durch die rechte, dorsale, hämophile Schlunddrüse eines reifen ♀. Auch hier das Fachwerk sowie die Secretkügelchen deutlich. Meth. b. Apo. 4. 6 c.
- Fig. 17. Verticaler Längsschnitt durch die fungirende hämophile, seriale Drüse des 1. Segments eines jungen ♂. Die Structur-Übereinstimmung mit den hämophilen Schlunddrüsen ist eine vollkommene. Meth. b. Apo. 2,5. 6 c.
- Fig. 18A. Hämophile seriale Drüse des 10. Segments linker Seite eines reifen in Supination befindlichen ♂. Die Drüse besteht aus 2 rundlichen Zellen. Meth. a. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 18B. Hämophile seriale Drüse des 27. Segments rechter Seite vom selben Thier, aus 4 länglichen Zellen bestehend. Meth. a. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 19. Basaler Theil eines frontalen Längsschnittes durch die hämophile seriale Drüse des 8. Segments rechter Seite von einem reifen ♀. Diese Drüse stimmt in Form und Structur vollkommen mit der fungirenden des 1. Segments überein. Meth. b. Apo. 2,5. 6 c.
- Fig. 20. Modificirte Kerne aus einem frontalen Längsschnitte durch eine hämophile Schlunddrüse. Meth. b. Apo. 2,5. 6 b.
- Fig. 20a. Modificirter Kern aus einem frontalen Längsschnitte durch eine hämophile seriale Drüse. Meth. b. Apo. 2,5. 6 c.
- Fig. 21. Rechte Seite des 26.—28. Segments vom selben Thiere zur Demonstration der Lagerungsverhältnisse zwischen Spinndrüsen-Ganglion, Spinndrüse und hämophiler serialer Drüse. Im 26. Segment (höchste Einstellung) das Spinndrüsen-Ganglion, im 27. (etwas tiefere Einstellung) die Spinndrüse, im 28. noch tiefere Einstellung die unausgebildete hämophile seriale Drüse. Ausserdem sind in der Figur die ventralen Längsmuskeln, Septa, Bauchstrang- und Nebenganglien (im Umriss) sowie die Anfänge der ventralen Parapod-Vorwärtszieher gezeichnet. Meth. a. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 22. Ein von einem lebenden, reifen ♀ abgetrenntes Podium aus der Körpermitte linker Seite in Supination, zur Demonstration der Spinndrüse in situ. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 23. Untere Hälfte eines Querschnittes durch die vordere Körperregion eines reifen ♂ zur Demonstration des Lagerungsverhältnisses zwischen Spinndrüsen und hämophilen serialen Drüsen. Man sieht, wie zwischen beiden transversal gerichtete Muskelfasern hindurchziehen. Meth. b. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 24. Basaler Abschnitt eines frontalen Längsschnittes durch die Spinndrüse des 13. Segments rechter Seite eines jungen, reifen ♀. Meth. b. Apo. 2,5. 6 c.
- Fig. 25. Zwei Querschnitte durch 2 Spinndrüsen aufeinanderfolgender Segmente eines jungen ♂. Meth. b. Apo. 2,5. 6 c.







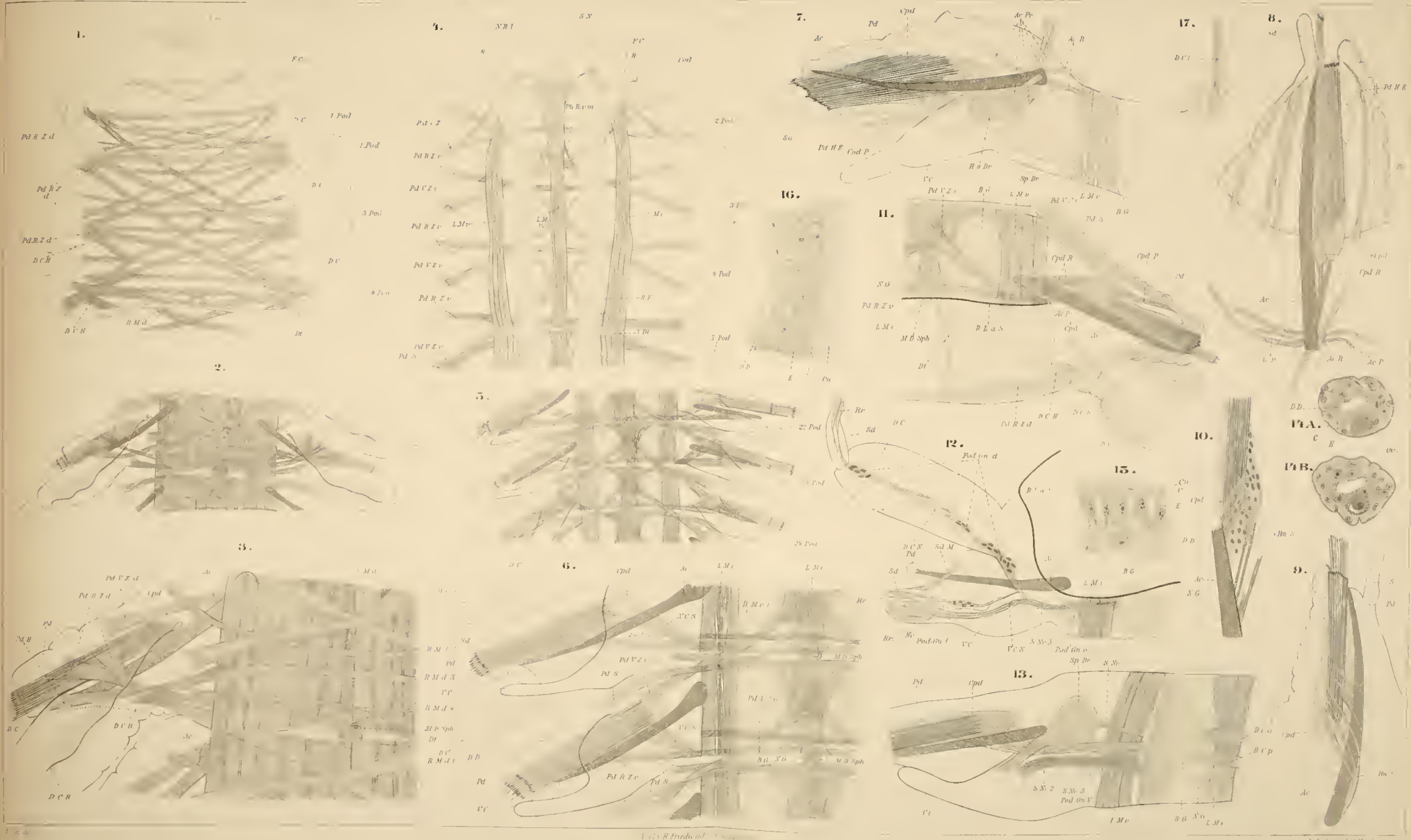




# Tafel 5.

## Podien.

- Fig. 1. Die ersten 4 der Dissepimente entbehrenden Segmente eines reifen ♀ in Pronation zur Demonstration der vom typischen Verhalten der nachfolgenden abweichenden dorsalen Ring- und Parapod-Muskulatur. Vergleiche den Text Muskulatur p. 14 und Podien p. 79. Die Figur ist nach demselben Präparate wie Fig. 8, Taf. 2, bei höherer Einstellung gezeichnet worden. Meth. c. DD. I.
- Fig. 2. 17. und 18. Segment eines erwachsenen Thieres in Pronation zur Demonstration der dorsalen Ring- und Podium-Muskulatur. In Bezug auf Zeichen und Zeichen-Erklärung vergleiche man die nächste Figur, welche die linke Hälfte in stärkerer Vergrößerung wiedergibt. Meth. c. CC. I.
- Fig. 3. Linke Hälfte der vorhergehenden Figur stärker vergrößert. Man sieht die 4 dorsalen Ringmuskeln, wovon 1 und 4 (die Autotomuskeln) paarig und 2 und 3 unpaar sind. Zwischen den vorderen und hinteren Autotomuskeln die durchscheinenden, verklebten Köpfe der Darmsphincter. Von Parapod-Muskeln sind die dorsalen Vorwärts- und Rückwärtszieher sowie der Parapod-Heber und von Cirrus-Muskeln der Dorsalcirrus-Heber zu sehen. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 4. Die ersten 4 der Dissepimente entbehrenden Segmente (sowie ein Theil des 5. Segments) eines erwachsenen Thieres in Supination zur Demonstration der vom typischen Verhalten der nachfolgenden abweichenden ventralen Parapod-Muskulatur. Vergleiche Text Podien p. 82. Ausserdem zeigt die Figur die 3 ventralen Längsmuskelstränge, die seitlichen Saugnapf-Retractoren, die ventral-medianen Pharynx-Retractoren und vom Bauchstrange (nebst einem Theil des Schlundringes) die ganz oberflächlich gelegenen, continuirlich über die (nicht gezeichneten) Ganglien hinwegziehenden Fibrillenstränge. Meth. Formol, Glycerin. Apo. 4. I.
- Fig. 5. 22.—25. Segment eines erwachsenen Thieres in Supination zur Demonstration der ventralen Podium-Muskulatur. In Bezug auf Zeichen und Zeichen-Erklärung vergleiche man die nächste Figur, welche die linke Seite einiger Segmente in stärkerer Vergrößerung wiedergibt. Meth. c. CC. I.
- Fig. 6. Linke Hälfte eines Theiles der vorhergehenden Figur stärker vergrößert. Man sieht den 1. (in der vorhergehenden Figur nicht wiedergegebenen) ventralen Ringmuskel. Der 2. wurde, weil er gerade über dem ventralen Parapod-Rückwärtszieher verläuft und diesen verdeckt hätte, nicht gezeichnet. Von Parapod-Muskeln die ventralen Vorwärts- und Rückwärtszieher und die Parapod-Senker. Man beachte, wie die Ursprünge der Vorwärtszieher mit einem Theil ihrer Fasern auf, zwischen und unter der median-ventralen Längsmuskulatur sich durchkreuzen und am vorderen Septum befestigen, mit einem anderen Theile aber als kräftige Stränge jederseits median das Bauchstrangganglion umziehen und dem vorderen Septum entlang bis zur Parapodbasis ziehen. Die letzteren Theile wurden auf der vorhergehenden Figur nicht wiedergegeben. Von Cirrus-Muskeln sind die Ventralsenker zu sehen. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 7. Nach Maceration abgetrenntes Stück eines rechten Segmentes in Supination. Das zurückgezogene Chätopodium lässt in dieser Lage den Protractor der ventralen Borstendrüse erkennen. An der Acicula haften ihre 2 medial in der Nähe des Bauchstranges sich ansetzenden Retractoren (die Antagonisten der Chätopod-Protractoren) und ihre 5 radial sich an die Wandungen der Parapod-Vorhöhle ansetzenden Protractoren (die Antagonisten der Chätopod-Retractoren und zugleich die Motoren der ausgestreckten Borstenbündel). Ausserdem wurden die hämophile seriale Drüse und die Spindrüse gezeichnet. Meth. Osm. 0,1%, Glycerin. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 8. Nach Maceration abgetrenntes Stück eines linken Parapodiums nebst Chätopodium im Profil, und zwar von der Hinterseite. Die Figur lässt deutlich die parapodiale Hauteinstülpung erkennen, welche mit dem Chätopodium verwachsen, diesem die zu seiner Hervorstreckung und Zurückziehung nöthigen Excursionen ermöglicht. Von den Basen der beiden Borstendrüsen des Chätopodiums zieht je ein Muskel zur Acicula, nämlich die beiden Chätopod-Retractoren. Weiter sind an der Acicula haften geblieben, aber aus ihrer natürlichen Lage gerathen, die Acicula-Protractoren und Acicula-Retractoren. Auch die beiden Borstendrüsen des Chätopodiums sind in ihrer Lage (in Folge des Deckglasdruckes?) verschoben, so dass die sonst dorsal gelegene Drüse mit den laugen Borsten hier umgekehrt ventral liegt. Die sich in der Parapodhöhle distal inserirenden Muskelstränge sind Theile locomotorischer Parapod-Muskeln, deren Zugehörigkeit sich aber nicht feststellen liess. Meth. Osm. 0,1%, Glycerin. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 9. Stück eines linken Parapodiums uebst Chätopodium von einem in toto aufgehellten, erwachsenen Thiere in Supination. Von den Chätopod-Muskeln ist allein der an der Acicula sich inserirende Borstenspreizer gezeichnet. Dieser zerfällt nach kurzem Verlaufe in 6 Äste, welche der Reihe nach in die Borstendrüsen eindringen. Meth. c. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 10. Frontaler Längsschnitt durch ein linkes Chätopodium eines reifen, in Pronation befindlichen ♀. Es wurden Fasern des Borstenspreizers getroffen, welche zum Theil noch mit der Acicula in Zusammenhang geblieben sind. Meth. b. Apo. 4. 6 c.
- Fig. 11. Linke Hälfte des spontan bei der Conservirung autotomisch durchgerissenen 8. Segments eines erwachsenen Thieres in Supination, aber etwas rostrad aufgerichtet. Dem Beschauer ist das hintere Septum nebst Sphincter zugekehrt. Der Ventralsenker mit seinen Organen wurde nicht berücksichtigt. Man sieht Parapodium, Chätopodium und Acicula in situ, von Chätopod-Muskeln die Retractoren und einen Protractor, von Acicula-Muskeln einen Theil der Protractoren, von Parapod-Muskeln den Senker, den dorsalen Rückwärtszieher und Theile der ventralen Vorwärtszieher dieses und des nächsten Segments; von Dorsalcirrus-Muskeln endlich den Heber und Senker. Meth. c. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 12. Linke Hälfte eines autotomisch isolirten Segmentes eines erwachsenen Thieres, vom hinteren Septum aus, halb in Supination befindlich, zur Demonstration des sensiblen podialen Nervensystems. Der Dorsalcirrusnerv mit seinen Ganglien (dorsales Podganglion) vereinigt sich mit dem Ventralsenker zum sensiblen Bauchstrang-Seitennerven, welcher das ventrale Podganglion passiert und in das zugehörige Ganglion der Bauchkette eindringt. Die centrale Endigung des mit ähnlichen, nur kleineren Receptionsorganen wie der Dorsalcirrus beginnenden und das seitliche Podganglion passirenden Parapodnerven konnte nicht aufgefunden werden. Meth. c. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 13. Rechte Hälfte eines mittleren Körpersegments eines erwachsenen Thieres in Supination zur Demonstration des motorischen podialen Nervensystems. Der vor dem sensiblen gelegene motorische Seitennerv zieht laterad über der ventralen Längsmuskulatur und über dem Spindrüsenkanal weg in die Parapodhöhle, um da fächerförmig in zahlreiche Fibrillen zu zerfallen, deren Endigungsweise nicht zu eruiern war. Ausserdem zeigt die Figur die beiden Bauchstrang-Commissuren. Meth. Cocain, Formol, Glycerin. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 14 und 14a. Zwei aufeinanderfolgende Querschnitte durch den Dorsalcirrus eines reifen ♀ aus der hinteren Körperregion. Man sieht, wie das selbst mit geräumiger Höhle versehene Darmdivertikel die Cirrushöhle nahezu ausfüllt. Zwischen äusserer Divertikel- und innerer Cirruswand ein noch wenig ausgebildetes Ei. Meth. b. Apo. 4. 6 c.
- Fig. 15. Stück eines frontalen Längsschnittes durch die mit Cilien besetzte Region eines Dorsalcirrus. Unter den Flimmerzellen die Wandung des Darmdivertikels. Meth. b. Apo. 2,5. 6 c.
- Fig. 16. Nach Maceration isolirtes Stück der mit Cilien besetzten Region eines Dorsalcirrus. Die Cilien sind erhalten, und die Cuticulaporen treten scharf hervor. Nach innen von dem Flimmerepithel das Darmdivertikel. Meth. Osm. 0,1%, Glycerin. Apo. 2,5. 6 c.
- Fig. 17. Nach Maceration isolirter Basalabschnitt einer Dorsalcirrus-Borste mit Borstendrüse und zwei Muskelfasern, welche wahrscheinlich dazu bestimmt sind, die Borste in ihrer Lage zu erhalten. Meth. Osm. 0,1%, Glycerin. Apo. 2,5. 6 c.









## Tafel 6.

### Podien (Borsten).

Sämmtliche »schwach vergrößerte« Figuren mit DD. 6 c., sämmtliche »stark vergrößerte« mit Immers. 2. 12 c. gezeichnet.

- Fig. 1. Acicula und Borsten in toto eines ausgewachsenen ♂ aus der vordersten Körperregion, bei schwacher Vergrößerung gezeichnet. Nur *b*- und *c*-Borsten sind in dieser Region vorhanden. Die *b*<sub>1</sub>- und *b*<sub>2</sub>-Borsten konnten bei dieser Vergrößerung nicht sicher unterschieden werden und wurden daher hier und in allen folgenden bei schwacher Vergrößerung gezeichneten Figuren unterschiedslos als *b*-Borsten bezeichnet.
- Fig. 1a. Borsten vom selben Thiere aus derselben Körperregion stark vergrößert. Nur die distalen Theile mit den Anhängen sind hier und in allen folgenden bei »starker Vergrößerung« gezeichneten Figuren abgebildet. Übergangsformen wurden hier (und in allen folgenden Figuren) durch Beisetzung der Buchstaben der vermittelten Formen gekennzeichnet. So bedeutet zum Beispiel in dieser Figur das unter der äussersten Borste rechts gesetzte *b*<sub>2</sub>—*c*, dass diese Borste Charaktere von *b*-Borsten und *c*-Borsten zugleich aufweist.
- Fig. 2. Acicula und Borsten in toto aus der mittleren Körperregion desselben Thieres schwach vergrößert.
- Fig. 2a. Distale Theile von Borsten aus derselben Region stark vergrößert. Das in einem Borstenpaar eingeschriebene »hoch« und »tief« bedeutet hier und in allen folgenden Figuren, dass ein und dieselbe Borste, resp. ihr distaler Theil einmal bei hoher und dann bei niedriger Einstellung des Tubus gezeichnet worden ist.
- Fig. 3. Acicula und Borsten in toto aus der hintersten Körperregion desselben Thieres schwach vergrößert.
- Fig. 3a. Distale Theile von Borsten aus derselben Region stark vergrößert.
- Fig. 4. Acicula und Borsten in toto eines ausgewachsenen ♀ aus der vordersten Körperregion schwach vergrößert.
- Fig. 4a. Distale Theile von Borsten aus derselben Region stark vergrößert.
- Fig. 5. Acicula und Borsten in toto aus der mittleren Körperregion desselben Thieres schwach vergrößert.
- Fig. 5a. Distale Theile von Borsten aus derselben Region stark vergrößert.
- Fig. 6. Acicula und Borsten in toto aus der hintersten Körperregion desselben Thieres schwach vergrößert.
- Fig. 6a. Distale Theile von Borsten aus derselben Region stark vergrößert.
- Fig. 7. Acicula und Borsten in toto eines jungen Thieres schwach vergrößert.
- Fig. 7a. Distale Theile von Borsten desselben Thieres stark vergrößert.





Sän

Fig

Fig

Fig  
Fig

Fig

Fig  
Fig

Fig  
Fig

Fig  
Fig

Fig  
Fig  
Fig

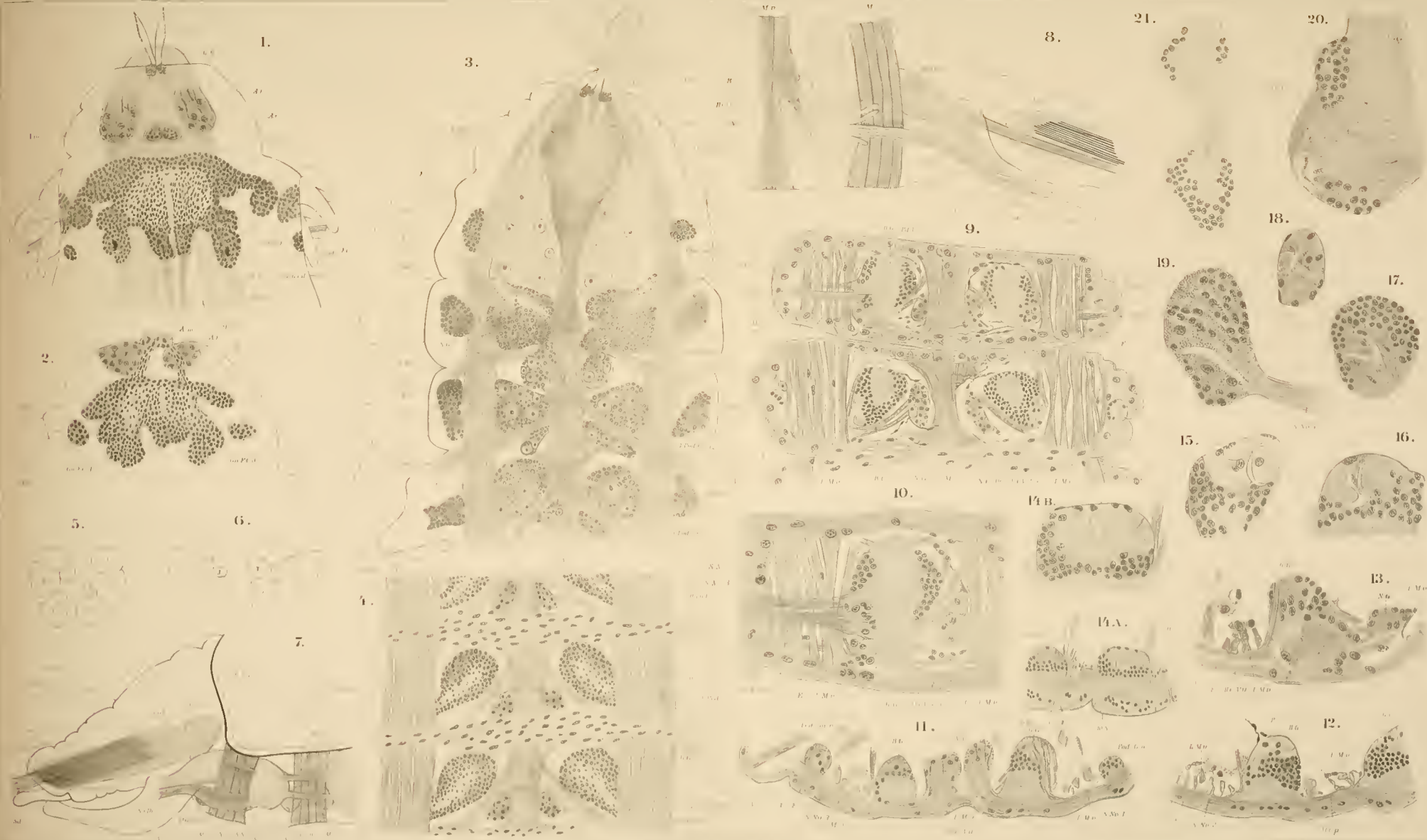


## Tafel 7.

### Central-Nervensystem.

- Fig. 1. Vorderster nahezu ganz ausgestreckter Körperabschnitt eines reifen ♂ in Pronation. Einstellung auf das unmittelbar unter der Haut gelegene Gehirn, dessen Asymmetrie sich deutlich manifestiert. In die hinteren seitlichen Lappen (Ganglien) wurden die Schorgane nach einem lebenden Thiere eingezeichnet. Ausserdem gibt die Figur die ebenfalls hart unter der Haut gelegenen, unausgebildet bleibenden lateralen Antennen sowie die noch zu einer gewissen Ausbildung gelangenden, in einer Hautgrube gelegenen medianen Antennen wieder. Meth. a. DD. 1\*.
- Fig. 2. Vorderster zur Saugnapfbildung ziemlich weit eingestülpter Körperabschnitt eines 1 mm langen, 20 Segmente zählenden jungen Thieres. Einstellung auf das unmittelbar unter der Haut gelegene Gehirn, dessen Asymmetrie auch hier auffällt. Von der Vorderfläche des Organs zieht ein Nervenpaar zu den hier in Folge der Einstülpung des Vorderendes aus ihrer Grube hervorgestreckten medianen Antennen. Jederseits von diesen liegen die nicht zur Ausbildung gelangenden lateralen Antennen. Meth. a. DD. 1\*.
- Fig. 3. Erste 4 der Septa entbehrende Segmente eines reifen ♂ in Supination. Einstellung auf das Subösophagealganglion und die Bauchstrangganglien nebst Nebenganglien des 3. und 4. Segments. Man beachte, wie die ventralen Parapod-Vorwärtszieher des 3. Parapods auf ihrem Wege zu ihrem in 1. Segmente gelegenen Ansätzen das Subösophagealganglion durchbohren. Die ventralen Parapod-Vorwärtszieher des 2. Parapods, welche gänzlich im 2. Segmente ihre Lage haben, blieben, weil grösstentheils von dem Subösophagealganglion verdeckt, in der Figur unberücksichtigt. Hingegen enthält diese noch die ersten 4 ventralen Podganglien, die 3 ventralen Längsmuskelstränge, die ventralen hämophilinen Schlunddrüsen und die neben dem Pharynx gelegenen Mundkegeldrüsen. Die Stilette des total ausgestülpten Mundkegels stecken noch in dem Flossenkegel der *Myrus*-Flosse. Meth. a. DD. 1\*.
- Fig. 4. 10.—14. Segment eines reifen ♂ in Supination. Die Birnform der Hauptganglien macht sich sehr deutlich geltend. Der Abgang der Nerven erfolgt in einer höher gelegenen Ebene. Diese Figur zeigt ferner, wie die Haupt- und Nebenganglien durch die Ursprünge der ventralen Parapod-Vorwärtszieher voneinander getrennt werden. Endlich sind auch die ventrale Längsmuskulatur und die Dissepimente zu beachten. Meth. a. DD. 1\*.
- Fig. 5. Umriss-Zeichnung des Subösophagealganglions eines 1 mm langen, 10 Segmente zählenden jungen Thieres. Auffallende Asymmetrie der beiden Hälften. Meth. a. DD. 1\*.
- Fig. 6. Umriss-Zeichnung des Subösophagealganglions eines 2 mm langen, 25 Segmente zählenden jungen Thieres. Eben solche Asymmetrie der beiden Hälften. Meth. a. DD. 1\*.
- Fig. 7. Linke Hälfte eines autotomisch isolirten Segments eines ausgewachsenen Thieres in Supination, etwas aufgerichtet, und zwar so, dass dem Beschauer das vordere Septum zugekehrt ist. Die 3 Seitennerven sowie die beiden Commissuren der Bauchstrangganglien deutlich. Der erste (vorderste) Seitennerv zieht zur Spindrüse, der 2. (mittlere, motorische) unter der Spindrüse weg in das Parapodium und der 3. (hintere, sensible) zieht zum ventralen Podganglion und weiter zu seinen im Ventraleirrus gelegenen Endorganen. Meth. a. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 8. Linke Segment-Hälfte eines lebenden, ausgewachsenen Thieres in Supination. Von den drei Seitennerven tritt allein der 3. (hintere, sensible) scharf hervor. Seine Markfasern lassen sich von den im Ventraleirrus gelegenen Receptoren kontinuierlich bis ins Ganglion hinein verfolgen. Über dem Ganglion (in und unter der Epidermis) die mit den Receptoren des Ventraleirrus total übereinstimmenden Receptoren-Büschel der Ventralorgane, welche direct aus der sensorischen Stelle des Ganglions hervortreten. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 9. Stück eines frontalen Längsschnitts, und zwar durch das 13. und 14. Segment eines jungen ♀. Im 13. Segment hat der Schnitt nebst den Haupt- und Nebenganglien auch (besonders links) den 2. (motorischen) und 3. (sensiblen) Seitennerven, welche über der ventralen Längsmuskulatur verlaufen, getroffen. Im 14. Segment, wo der Schnitt etwas tiefer griff, ist das nicht der Fall. Ausserdem demonstriert die Figur noch die ventrale Längsmuskulatur sowie die die Bauchstrangganglien umfassenden Ursprünge der ventralen Parapod-Vorwärtszieher. Meth. b. DD. 1\*.
- Fig. 10. Linke Seite des 13. Segments der vorhergehenden Figur stärker vergrössert. Man erkennt, wie die Markfasern des 3. (sensiblen) Seitennerven in der Region der riesigen Ganglienzellen in die sensorische Stelle des Ganglions sich einsenken, wogegen die feinen Fibrillen des 2. (motorischen) Seitennerven aus dem Neuropil des Ganglions ausstrahlen. Apo. 2,5. 4 c.
- Fig. 11. Ventraler Abschnitt eines Querschnitts durch die Körpermitte eines reifen ♂. Der Schnitt hat ausser den Haupt- und Nebenganglien auch die Podganglien des betreffenden Segments getroffen; ferner vom 3. (sensiblen) Seitennerven hauptsächlich jene Fasern, welche zu den Nebenganglien verlaufen. Endlich sind noch 2 Receptoren der Ventralorgane zu erkennen. Meth. b. Apo. 4. 4 c\*.
- Fig. 12. Ventraler Abschnitt eines Querschnitts durch das 6. Segment eines reifen ♀. Der Schnitt hat die Hauptganglien in der Region des 2. (motorischen) Seitennerven und der hinteren Commissur getroffen. Man sieht, wie ein Theil der Fibrillen dieses Nerven (des linken) zum Ganglion einer Seite und ein anderer Theil durch die Commissur nach der anderen Seite gerichtet verläuft. (Locomotorische Coordination der beiderseitigen Podien.) Meth. b. DD. 11\*.
- Fig. 13. Ventraler Abschnitt eines Querschnitts durch die Körpermitte eines reifen ♀. Der Schnitt hat Haupt- und Nebenganglien der linken Seite getroffen. In beiden treten scharf die riesigen Markfasern hervor. Eine solche in der Epidermis verlaufende Faser bildet einen Theil eines Receptors des Ventralorgans. Meth. b. Apo. 2,5. 6 c.
- Fig. 14. Stück eines verticalen Längsschnitts durch das 9. und 10. Segment eines jungen ♂. Bei dieser Schnitttriichtung wird klar, wie die Bauchstrang-Connective kontinuierlich der Epidermis angeschmiegt verlaufen, und wie segmentweise die Ganglien diesen Connectiv-Strängen pilzförmig aufsitzen. Im Ganglion des 10. Segments wurden mehrere sich zum Theil im Neuropil verästelnde Markfasern getroffen. Meth. b. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 14a. Das Ganglion des 10. Segments der vorhergehenden Figur, und zwar bei etwas verschiedener Einstellung, stärker vergrössert. Apo. 2,5. 6 c.
- Fig. 15. Dasselbe Ganglion drei Schnitte weiterhin laterad an der sensorischen Stelle mit den riesigen Ganglienzellen getroffen. Dadurch, dass die überaus dünne, peritoneale Membran geplatzt ist, hat sich eine solche Zelle aus ihrem Verbinde gelöst. Man sieht, dass diese Zellen membranlos sind. Apo. 2,5. 6 c.
- Fig. 16. Ein Ganglion aus einem verticalen Längsschnitte des 14. Segments vom selben Thiere wie die vorhergehenden Figuren. Hirschhornförmige Theilung einer Markfaser im Neuropil. Apo. 2,5. 6 c.
- Fig. 17. Ganglion rechter Seite des 20. Segments aus einem frontalen Längsschnitte eines 1 1/2 mm langen jungen Thieres. Die sensorische Stelle mit den Markfasern wurde getroffen. Meth. b. Apo. 2,5. 6 c.
- Fig. 18. Nebenganglion linker Seite des 19. Segments aus demselben Schnitte. Man sieht, dass die Nebenganglien in ihrer Structur complete Wiederholungen der sensorischen Stellen der Hauptganglien darstellen. Apo. 2,5. 6 c.
- Fig. 19. Linkes Ganglion nebst 3. (sensiblen) Seitennerv aus einem halb-frontalen Längsschnitte durch die Körpermitte eines reifen ♀. Meth. b. Apo. 2,5. 6 c.
- Fig. 20. Um 3 Schnitte tiefer (mehr ventrad) geführter Schnitt derselben Serie durch ein linkes Ganglion und den Anfang seines rostralen Connectivs. Theilung der Markfasern und Aufspaltung derselben im Neuropil. Der medial dem Ganglion anliegende Muskel ist ein Theil des ventralen Parapod-Vorwärtsziehers. Apo. 2,5. 6 c.
- Fig. 21. Zwei Ganglien nebst Connectiv aus einem frontalen Längsschnitte durch ein erwachsenes Thier. Im Connectiv eine riesige Markfaser (Neurochord, sensorischer Schlauch) getroffen. Meth. Osm. 1%, Alcohol, Balsam. Apo. 4. 6 c.







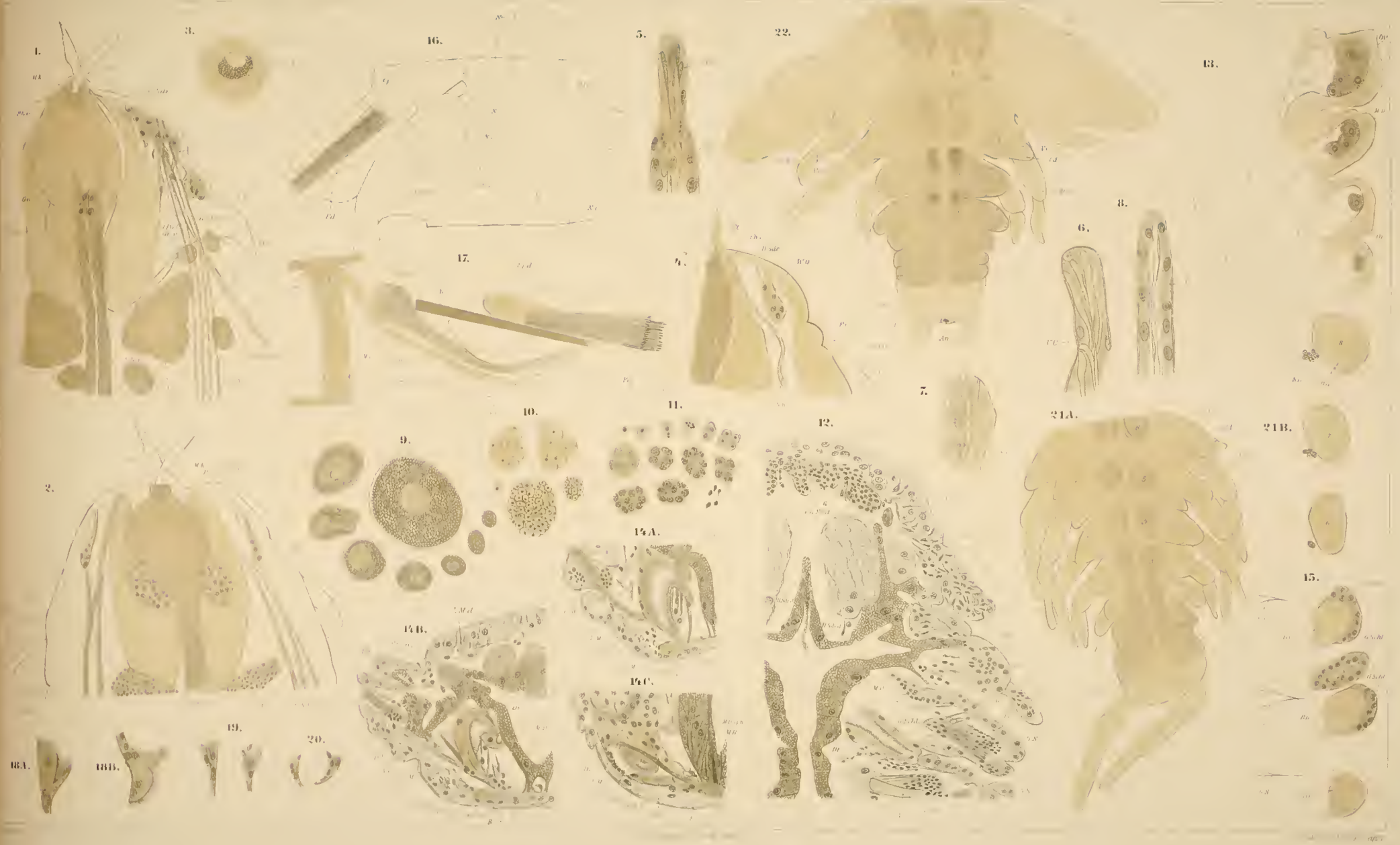




## Tafel 8.

### Nervensystem, Sinnesorgane, Nephridien, Genitalorgane, Präpygidiale Zone.

- Fig. 1. Vorderste total vorgestreckte Körperregion eines reifen ♂ in Supination zur Demonstration der Ganglienzellen-Plexus der ventralen und seitlichen Saugnapfretractoren. Meth. a. DD. 4 c\*.
- Fig. 2. Dieselbe Region desselben Präparats in höherer Einstellung zur Demonstration der mehr ventral gelegenen Wimperorgane und Palpen-Rudimente. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 3. Aus dem Gehirnlappen eines lebenden, reifen ♀ präpariertes Sehorgan, umgeben von einer Anzahl von Ganglienzellen. Apo. 2. 6 c.
- Fig. 4. Linke Hälfte des vordersten, total vorgestreckten Körperabschnitts eines 2 mm langen jungen Thieres in Supination zur Demonstration des Wimperorgans (Stiboreceptors). Meth. a. Apo. 4. 6 c.
- Fig. 5. Frontaler Längsschnitt durch den Dorsalcirrus eines reifen ♀ zur Demonstration seiner Nervenendorgane (Kymoreceptoren). Die dem Stylode aufsitzenden Sinneshaare sind nicht erhalten geblieben. Apáthy's Goldmethode. Apo. 2,5. 6 c.
- Fig. 6. Optischer Längsschnitt durch den distalen Theil eines Ventralscirrus zur Demonstration seiner Nervenendorgane (Tangoreceptoren). Meth. a. Apo. 2,5. 6 c.
- Fig. 7. Frontaler Längsschnitt durch das Parapod-Stylode eines reifen ♀ zur Demonstration seiner Nervenendorgane (Kymoreceptoren). Die dem Stylode aufsitzenden Sinneshaare sind nicht erhalten geblieben. Meth. b. Apo. 2. 6 c.
- Fig. 8. Optischer Längsschnitt durch den distalen Theil des Urites eines erwachsenen Thieres zur Demonstration seiner Nervenendorgane (Tangoreceptoren?). Meth. a. Apo. 2,5. 6 c.
- Fig. 9. Eier verschiedener Entwicklungsstadien aus lebenden Thieren. Apo. 4. 6 c.
- Fig. 10. Verschiedene Stadien der Sperma-Entwicklung. Meth. Osmiumdämpfe. Apo. 2,5. 6 c.
- Fig. 11. Verschiedene Stadien der Sperma-Entwicklung. Meth. a und b. Apo. 2,5. 6 c.
- Fig. 12. Rechte Seite eines frontalen Längsschnittes durch den vordersten Körperabschnitt eines reifen ♀. Der Schnitt hat den Genitalschlauch der ganzen Länge nach getroffen, auch den Bereich seiner an der Hintergrenze des 4. Segments, und zwar an der Parapodbasis gelegenen Mündung. Ausserdem ist das Gehirn zu beachten, von welchem die distale, mit der Epidermis Verschmelzungen eingehende Region getroffen wurde. Ferner die dorsalen hämophilinen Schlunddrüsen, welche nur angeschnitten wurden, und endlich der Mitteldarm mit seinen cephalen Taschen und Divertikeln. Meth. b. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 13. Optischer Schnitt durch die linke Seite der hintersten Körperregion eines reifen ♀ in Pronation, und zwar das dritt- bis sechst-letzte Segment mit den eiförmigen Ovarial-Anlagen. Der schattirte Theil gehört zum Darne, von dessen Taschen die (nur in ihren proximalen Abschnitten gezeichneten) Divertikel der Dorsalcirren abgehen. Zwischen je zweien dieser Divertikel liegen die Ovar-Anlagen. Meth. a. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 14. Linker ventraler Theil eines Querschnitts durch das 4. Segment eines reifen ♀ zur Demonstration des urnenförmigen Genitalschlauchs. Dieser Schlauch wurde längs seiner größten Dimension, wo er mit breiten Lippen in das Cöloin und zwar in die Darmkammer mündet, getroffen. Meth. b. DD. 4 c.
- Fig. 14a. Linke Hälfte des nächsten Querschnitts, in welchem nur noch ein Theil des Schlauches getroffen wurde. Ausserdem ist der Mitteldarm mit seiner Tasche und den Divertikeln zu beachten. DD. 4 c.
- Fig. 14b. Linker ventraler Theil des dritt-nächsten Querschnitts, welcher durch die Segmentgrenze ging und das Septum traf. Vom Genitalschlauch wurde der in der Nierenkammer gelegene, der Mündung nahe Ausfuhrkanal getroffen.
- Fig. 15. Rechte Seite des 4.—6. Segments eines reifen ♂ in Supination zur Demonstration der rudimentären Genitalschläuche. Ausserdem noch mit einem Lumen versehenen des 4. Segments sind in eben diesem und auch im nachfolgenden 5. Segmente rudimentäre, unter den Bauchstrangganglien gelegene, solide Genitalschlauch-Rudimente vorhanden. Meth. a. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 16. Rechte Hälfte eines Segments aus der Körpermitte eines reifen ♀ in Supination nach Methylenblau-Behandlung zur Demonstration des Nephridiums. Ausserdem wurden (ebenfalls im Umrisse) das Bauchstrangganglion mit seinen Seitennerven sowie die Spinndrüse gezeichnet. DD. I.
- Fig. 17. Linke Hälfte eines Segments aus der Körpermitte eines reifen lebenden ♂ in Supination. Nur der der Spinndrüse entlang verlaufende und im Ventralscirrus mündende Canal des Nephridiums sichtbar. Ausserdem ist das Fadensecret der frischen Spinndrüse zu beachten. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 18. Rechtes Nephrostom aus einem frontalen Längsschnitt durch das 11. Segment eines reifen ♀. Meth. b. Apo. 2,5. 4 c.
- Fig. 18a. Linkes Nephrostom aus demselben Schnitte durch das 12. Segment. Apo. 2,5. 4 c.
- Fig. 19. Zwei Nephrostome aus einem frontalen Längsschnitte durch das 13. und 15. Segment eines jungen ♂. Meth. b. Apo. 2,5. 4 c.
- Fig. 20. Zwei unansgebildete Nephrostome aus einem frontalen Längsschnitte durch ein 1 mm langes junges Thier. Meth. b. Apo. 2,5. 4 c.
- Fig. 21. Hinterste Körperregion eines 1,3 mm langen jungen Thieres in Supination zur Demonstration der Organogenese in der präpygidialen Wachstumszone. In der 1. abgegliederten Segmentanlage bilden Ganglion und Podium noch Eine Masse; in der 2. hat sich das Ganglion von der Podiummasse getrennt, und letztere ist in Dorsalcirrus und Parapod- + Ventralscirrus-Anlage geschieden; in der 3. hat der Dorsalcirrus sich in Basis und Stylode gegliedert; in der 4. beginnt auch die Scheidung von Parapod und Ventralscirrus, und in der 5. und 6. endlich wird die Trennung vollständig. Im 6. Segment (das heisst im sechst-letzten) treten auch zuerst die Anlagen der Nebenganglien in Form je Einer winzigen Zelle auf. Meth. a. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 21a. Die Ganglien und Nebenganglien vom sechst- bis acht-letzten Segmente linker Seite desselben Thieres. Im 6. besteht die Nebenganglion-Anlage aus 1 Zelle, im 7. aus 4 und im 8. aus 6. Im 8. Segmente ist das Hauptganglion schon ganz ausgebildet. Apo. 2,5. 4 c.
- Fig. 22. Hinterste Körperregion eines erwachsenen, in Folge von Autotomie nur 11 Segmente zählenden Thieres in Supination zur Demonstration der Organogenese in der präpygidialen Regenerationszone. In der 1. und 2. abgegliederten Anlage bilden Ganglion und Podium noch Eine Masse; in der 3. beginnt sich das Ganglion von der Podiummasse zu scheiden, in der 4. ist es auch zu einer Trennung dieser Masse in Parapod und Dorsalcirrus gekommen, und im fünf-letzten Segment endlich, dem an das letzte (11.) des Mutterthieres stossenden, also in dem künftigen 12. Körpersegment, hat sich auch die Anlage des Ventralscirrus abgegliedert. Meth. a. Apo. 4. 4 c.



Nervensystem, Sinnesorgane, Aephralien, Genitalorgane, Propygidiale Zone



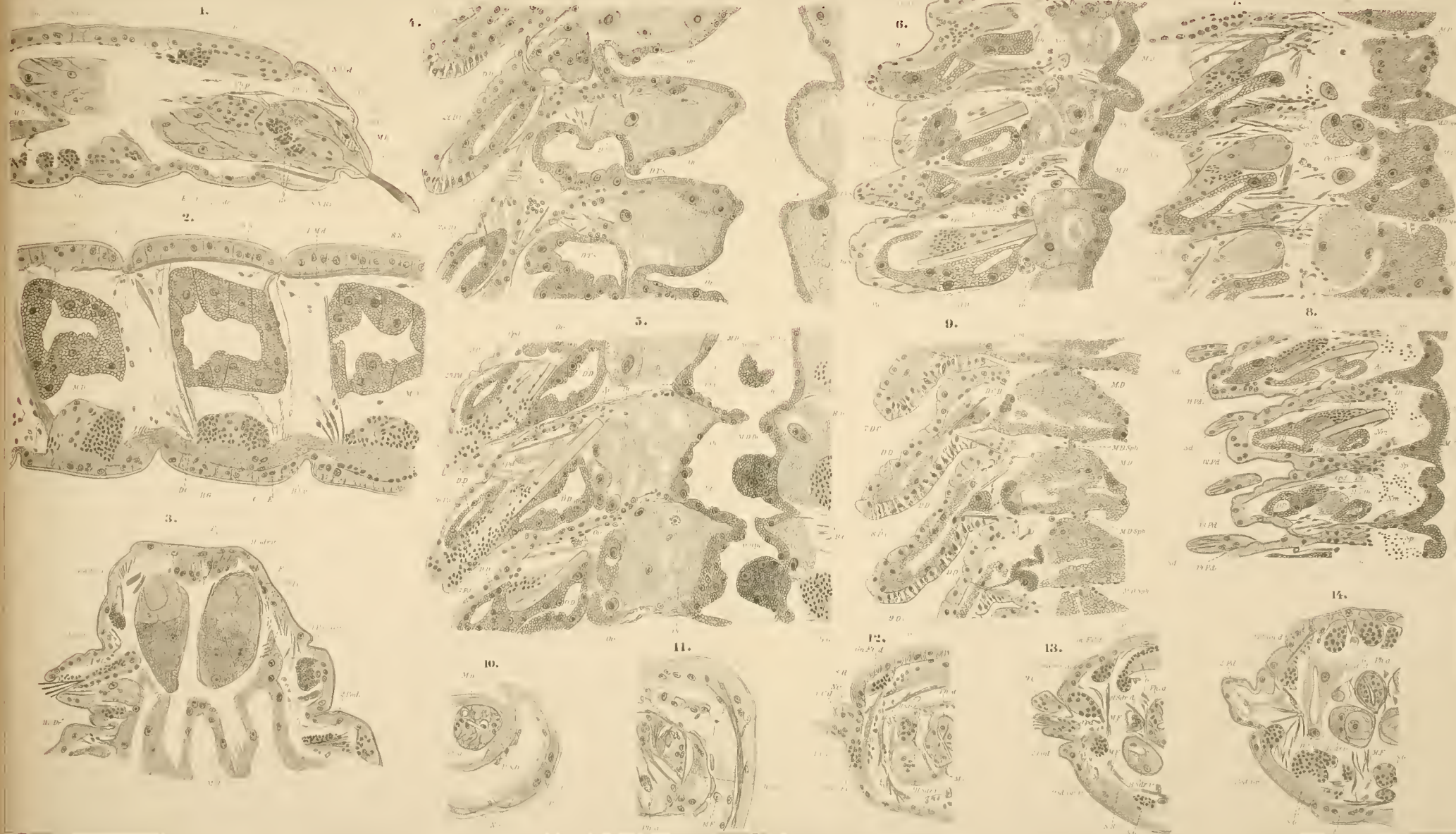




## Tafel 9.

### Schnitte für alle Organsysteme.

- Fig. 1. Ventraler Längsschnitt durch die vordere, total vorgestreckte Körperregion eines jungen ♂, bei dem das ganze Stilet der rechten Seite erhalten geblieben ist. Der annähernd im Bereiche der Medianebene geführte Schnitt geht durch die Grube der medianen Antennen, durch das Gehirn, den Pharynx mit der Stilet-Muskulatur und den Ganglien der Stilet-Retractoren, die hämophilen Schlunddrüsen und das Subösophagealganglion. Meth. b. DD. I\*.
- Fig. 2. Verticaler Längsschnitt durch das 8.—10. Körpersegment desselben Thieres. Der Schnitt führt durch den Bauchstrang der rechten Seite. Man sieht, wie das innig der Epidermis angeschmiegte Neuropil der Connective continuirlich unter den ihm pilzförmig aufsitzenden Ganglien wegzieht. Ausserdem wurden Taschen des Mitteldarms, die Dissepimente und die dorsale Längsmuskulatur getroffen. Meth. b. DD. II\*.
- Fig. 3. Frontaler Längsschnitt durch die vorderste, ventrale Körperregion eines reifen ♀. Der im Bereiche der Bauchfläche geführte Schnitt hat die unausgebildeten Palpen, die ventralen hämophilen Schlunddrüsen, die cephalen Darmtaschen, ferner links das ventrale Fühlereirrus-Ganglion sowie die 1. hämophile serielle Drüse und rechts das 1. ventrale Podganglion getroffen. Meth. b. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 4. Linke Hälfte eines frontalen Längsschnitts durch die mittlere Körperregion, und zwar durch das 21.—23. Segment desselben Thieres. Der im Bereiche der Rückenfläche geführte Schnitt hat die Dorsalcirren und den Mitteldarm mit seinen segmentalen Taschen getroffen. Ferner sind zu beachten die Darmdivertikel der Dorsalcirren sowie die massenhaft zwischen den Darmtaschen angehäuften Eier verschiedener Stadien. Meth. b. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 5. Linke Hälfte eines frontalen Längsschnitts durch das 25.—27. Segment desselben Thieres. Der mehr ventral als der vorhergehende geführte Schnitt geht durch die Parapodien mit ihren Darmdivertikeln und trifft im Mitteldarm die segmentalen eosinophilen Drüsen. Der Mitteldarm ist hier im Bereiche seiner septalen Sphincter stark eingeschnürt. Das ganze vom Darm und seinen Divertikeln freigelassene Cölom ist von Eiern verschiedener Stadien ausgefüllt. Man beachte die grosse Ähnlichkeit zwischen jungen Eizellen einer- und Darmzellen andererseits. Rechts in der Figur wurden die Bauchstrangganglien angeschnitten. Meth. b. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 6. Linke Hälfte eines frontalen Längsschnitts durch das 14.—16. Segment eines jungen ♀. Der im Bereiche der Bauchfläche geführte Schnitt steigt rostro-caudad etwas an, so dass im 14. Segment der Ventralscirrus mit einem Darmdivertikel und der Spinndrüse, im 15. schon ein Theil des Parapods mit der hämophilen seriellen Drüse und im 16. endlich das Parapod mit seinem Darmdivertikel nebst dem Chätopod getroffen wurden. Das Hauptinteresse dieses Schnittes bieten aber die zu Keimstätten modifizirten Dissepimente, aus welchen die Oogonien hervorsprossen, und welchen entlang die Nephridien verlaufen, deren Nephrostome je in das vorhergehende Segment ragen. Man beachte, wie hier bei diesem jugendlichen Thiere die Keimmasse noch relativ gering und daher das Cölom auch relativ geräumig ist. Meth. b. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 7. Linke Hälfte des 11.—13. Segments vom selben Schnitte, von dem die vorhergehende Figur. Hier, wo der Schnitt noch mehr ventral geführt ist, wurden in allen Segmenten die Ventralscirren mit ihren Darmdivertikeln nebst den Spinndrüsen getroffen. Eier sind nur noch vereinzelt vorhanden. Der ganz ventral daher flächenhaft, getroffene Mitteldarm lässt deutlich seine septalen Sphincter erkennen. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 8. Linke Hälfte eines frontalen Längsschnitts durch das 11.—14. Segment eines jungen ♂. Der auf der Höhe der Parapodien geführte Schnitt hat Theile der Chätopodien, der Acieulae und der Darmdivertikel getroffen. Insbesondere dient aber die Figur zur Demonstration der hypertrophirten Dissepimente, welche die Keimstätten für die Spermatogonien darstellen, und welchen entlang die Nephridien verlaufen, deren Nephrostome ebenso wie bei den ♀ in das je vorhergehende Segment münden. Zahlreiche Spermatozoen und Entwicklungsstadien solcher sind in dem Cölom enthalten. Meth. b. DD. 4 c.
- Fig. 9. Linke Hälfte eines frontalen Längsschnitts durch das 7.—10. Segment eines 1 mm langen, 18 Segmente zählenden jungen Thieres. Der nahe der Rückenfläche geführte Schnitt hat den Mitteldarm zum Theil flächenhaft getroffen; ferner die Dorsalcirren mit ihren Darmdivertikeln und Borsten. Am Mitteldarm ist die starke segmentale Einschnürung durch die septalen Sphincter sowie die dunkle Färbung und Grösse der im Bereiche der Darmtaschen gelegenen Zellen zu beachten. Meth. b. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 10. Rechte Hälfte eines Querschnitts durch die vorderste etwas eingestülpte Körperregion eines reifen ♀. Die distalen Enden der vereinigten hämophilen Schlunddrüsen (der rechten Seite) sind nahe ihren Mündungen an der Mundkegelbasis quer getroffen. Die einzelnen Secretstrassen (Drüsengänge) erscheinen als kreisförmige, scharf umschriebene, durch eine Zwischensubstanz getrennte Flecke. Daneben der nahe seiner Mündung getroffene Pharynx. Meth. b. Apo. 4. 6 c.
- Fig. 11. Stück der rechten Hälfte eines Querschnitts durch dasselbe Thier, und zwar 5 Schnitte weiter caudad. Noch sind die Ausführungsgänge der dorsalen und ventralen hämophilen Schlunddrüsen vereinigt. Apo. 4. 6 c.
- Fig. 12. Linke Hälfte eines Querschnitts durch dasselbe Thier, und zwar 5 Schnitte weiter caudad. Die Trennung der beiderlei Schlunddrüsen-Gänge ist angebahnt. Der Schnitt hat das Gehirn und den Schlundring, sowie die Fühlereirren mit ihren Ganglien und Nerven getroffen. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 13. Linke Hälfte eines Querschnitts durch dasselbe Thier, 3 Schnitte weiter caudad. Die Trennung der beiderlei Schlunddrüsen-Gänge ist durchgeführt. Ausser dem Hirne und dem hintersten Abschnitte des dorsalen Fühlereirrus-Ganglions hat der Schnitt das 2. Podium nebst seinem dorsalen und ventralen Podganglion getroffen. Endlich wurde noch das Subösophagealganglion angeschnitten. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 14. Linke Hälfte eines Querschnitts durch dasselbe Thier 6 Schnitte weiter caudad. Während das dorsale Podganglion des 2. Segments in dem in der vorhergehenden Figur abgebildeten Schnitte voll getroffen, das ventrale aber nur angeschnitten sich darstellt, ist umgekehrt hier das dorsale Ganglion nur an seinem Hinterende, das ventrale dagegen sammt seinem nach dem Subösophagealganglion gerichteten Nerven voll getroffen worden. Ausserdem demonstriert die Figur die hinteren Gehirnlappen, die cephalen Darmtasche und den Theil der ventralen hämophilen Schlunddrüse, in welchem die riesige Zelle gelegen ist. Apo. 4. 4 c.







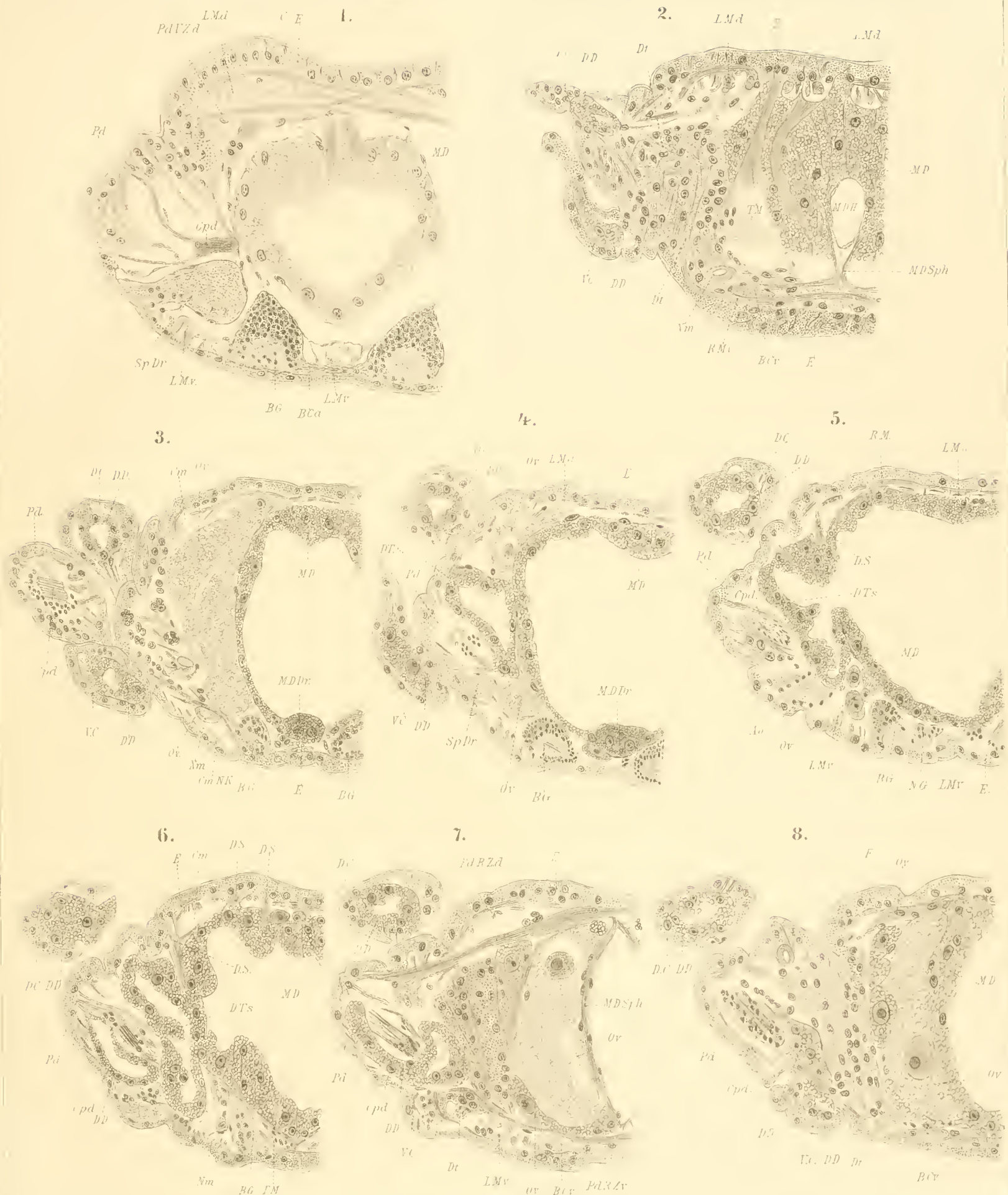


## Tafel 10.

Schnitte für alle Organsysteme.

- Fig. 1. Linke Hälfte eines Querschnitts durch den Anfang des 6. Segments desselben Thieres, von dem Fig. 10—14 der Tafel 9. Der Schnitt hat den dorsalen Parapod-Vorwärtszieher und die vordere Bauchstrang-Commissur getroffen; ferner wurde das Parapod und die Spinndrüse angeschnitten. DD. I\*.
- Fig. 2. Linke Hälfte eines Querschnitts durch das Ende des 6. Segments desselben Thieres. Der Schnitt geht durch das Septum, welches links im Bereiche der Cirren nahezu vollständig, weiter rechts im Bereiche des Darmes unvollständig getroffen wurde. Man beachte die mächtigen transversalen, septalen, den Darmtaschen entlang ziehenden Muskeln, deren Ursprünge in der Epidermis (und Cuticula?) verankert sind. Ebenso ist der septale Darmsphincter (dessen ventraler Abschnitt getroffen wurde) am Hautmuskelschlauche befestigt.
- Fig. 3. Linke Hälfte eines Querschnitts durch den Vordertheil eines etwas hinter der Körpermitte gelegenen Segments desselben Thieres. Im Mitteldarme sind die eosinophilen Drüsen angeschnitten. Eimassen erfüllen das an dieser Stelle noch nicht von der segmentalen Darmtasche eingeengte Cölom. In den schief getroffenen Cirren sind die Darmdivertikel deutlich. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 4. Linke Hälfte des um 2 Schnitte mehr caudal gelegenen Schnittes durch dasselbe Thier. Der annähernd durch die Mitte des Segments geführte Schnitt hat die Mitteldarmdrüse voll getroffen; ferner die segmentale Darmtasche und in den Cirren die Darmdivertikel. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 5. Linke Hälfte eines durch die Mitte des nächstfolgenden Segments geführten Schnittes durch dasselbe Thier. Es wurde gerade die Mündung der segmentalen Darmtasche in den Mitteldarm getroffen. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 6. Linke Hälfte eines etwas hinter der Mitte des nächstfolgenden Segments geführten Schnittes durch dasselbe Thier. Es wurde die segmentale Darmtasche hinter ihrer Mündung in den Mitteldarm getroffen; ferner das Darmdivertikel des Parapods und der unter der transversalen Muskulatur gelegene Nephridiumkanal. Dieser Schnitt demonstriert auch gut die vielfachen Suspensorien, durch welche der Darm und seine Adnexa in der Lage erhalten werden. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 7. Linke Hälfte eines durch die Hintergrenze desselben Segments im Bereiche des Dissepiments geführten Schnittes durch dasselbe Thier. Der Darmsphincter wurde in seinem ganzen Umfange getroffen; ferner von Parapodmuskeln der dorsale und der ventrale Rückwärtszieher. Der Darmwand liegen weit fortgeschrittene Eier an. Apo. 4. 4 c.
- Fig. 8. Linke Hälfte eines um 2 Schnitte weiter caudal geführten Schnittes durch dasselbe Thier. Nur noch seitlich sind Theile des Dissepiments vorhanden. Auch hier weit fortgeschrittene Eier im Bereiche des Mitteldarms. Apo. 4. 4 c.











# Fauna und Flora des Golfes von Neapel.

## Faune et Flore du Golfe de Naples.

Bereits erschienen: — Ont déjà paru:

- |                   |        |   |   |
|-------------------|--------|---|---|
| Jahrgang<br>Année | 1.     | { | 1. Ctenophoren, von C. Chun. 1880. 313 Seiten mit 18 Tafeln. (Vergriffen — Épuisé.)               |
|                   |        | { | 2. Fierasfer, per C. Emery. 1880. 76 pagine con 9 tavole. (Vergriffen — Épuisé.)                  |
|                   | 2.     | { | 3. Pantopoden, von A. Dohrn. 1881. 252 Seiten mit 18 Tafeln. 60 M — 75 Fr.                        |
|                   |        | { | 4. Corallinenalgen, von H. zu Solms-Laubach. 1881. 64 Seiten mit 3 Tafeln. (Vergriffen — Épuisé.) |
|                   |        | { | 5. Chetognati, per B. Grassi. 1883. 126 pagine con 13 tavole. 25 M — 31,25 Fr.                    |
|                   |        | { | 6. Caprelliden, von P. Mayer. 1882. 201 Seiten mit 10 Tafeln. 30 M — 37,50 Fr.                    |
|                   | 3.     | { | 7. Cystoseirae, per R. Valiante. 1883. 30 pagine con 15 tavole. 30 M — 37,50 Fr.                  |
|                   |        | { | 8. Bangiaceen, von G. Berthold. 1882. 28 Seiten mit 1 Tafel. 6 M — 7,50 Fr.                       |
|                   |        | { | 9. Attinie, per A. Andres. Vol. I. 1884. 459 pagine con 13 tavole. 80 M — 100 Fr.                 |
|                   |        | { | 10. Doliolum, von B. Uljanin. 1884. 140 Seiten mit 12 Tafeln. 40 M — 50 Fr.                       |
|                   | 4/5.   | { | 11. Polyeladen, von A. Lang. 1884. 688 Seiten mit 39 Tafeln. 120 M — 150 Fr.                      |
|                   |        | { | 12. Cryptonemiaceen, von G. Berthold. 1884. 27 Seiten mit 8 Tafeln. 40 M — 50 Fr.                 |
|                   | 6.     | { | 13. Koloniebildende Radiolarien, von K. Brandt. 1885. 276 Seiten mit 8 Tafeln. 40 M — 50 Fr.      |
|                   |        | { | 14. Polygordius, par J. Fraipont. 1887. 125 pages avec 16 planches. 40 M — 50 Fr.                 |
|                   | 7/8.   | { | 15. Gorgoniden, von G. v. Koch. 1887. 99 Seiten mit 10 Tafeln. 40 M — 50 Fr.                      |
|                   |        | { | 16. Capitelliden, von H. Eisig. 1887. 906 Seiten mit 37 Tafeln. 120 M — 150 Fr.                   |
|                   | 9.     | { | 17. Caprelliden, von P. Mayer. Nachtrag. 1890. 157 Seiten mit 7 Tafeln. 24 M — 30 Fr.             |
|                   |        | { | 18. Enteropneusten, von J. W. Spengel. 1893. 756 Seiten mit 37 Tafeln. 150 M — 187,50 Fr.         |
|                   | 10—12. | { | 19. Pelagische Copepoden, von W. Giesbrecht. 1892. 831 Seiten mit 54 Tafeln. 150 M — 187,50 Fr.   |
|                   |        | { | 20. Gammarini, per A. Della Valle. 1893. 948 pagine con 61 tavole. 150 M — 187,50 Fr.             |
|                   | 13.    | { | 21. Ostracoden, von G. W. Müller. 1894. 399 Seiten mit 40 Tafeln. 100 M — 125 Fr.                 |
|                   | 14—16. | { | 22. Nemertinen, von O. Bürger. 1895. 743 Seiten mit 31 Tafeln. 120 M — 150 Fr.                    |
|                   |        | { | 23. Cefalopodi, per G. Jatta. 1896. 268 pagine con 31 tavole. 120 M — 150 Fr.                     |
|                   | 17.    | { | 24. Seesterne, von Hubert Ludwig. 1897. 491 Seiten mit 12 Tafeln. 100 M — 125 Fr.                 |
|                   | 18/19. | { | 25. Asterocheriden, von W. Giesbrecht. 1899. 217 Seiten mit 11 Tafeln. 80 M — 100 Fr.             |
|                   |        | { | 26. Rhodometaceen, von P. Falkenberg. 1901. 754 Seiten mit 24 Tafeln. 120 M — 150 Fr.             |
|                   | 20.    | { | 27. Mytiliden, von Theodor List. 1902. 312 Seiten mit 22 Tafeln. 120 M — 150 Fr.                  |
|                   | 21.    | { | 28. Ichthyotomus sanguinarius, von H. Eisig. 1906. 300 Seiten mit 10 Tafeln. 70 M — 87,50 Fr.     |

In Vorbereitung: — En préparation:

Rhizocephala, by G. Smith. — Phoronis, par M. de Selys Longchamps. — Protodrilus, per H. Pierantoni. — Acanthometriden, von W. Schewiakoff.

Um den Subskribenten, die neu hinzutreten wollen, den Bezug der früheren Bände, soweit sie noch vorrätig sind, zu erleichtern, wird einstweilen der Gesamtpreis der Monographien 5—27 inkl. auf 500 Mark ermäßigt. Für den Bezug einzelner Monographien sind die Verkaufspreise auf die Hälfte herabgesetzt worden.

Pour faciliter aux nouveaux souscripteurs l'acquisition des volumes précédents le prix des Monographies 5 à 27 incl., prises toutes à la fois, a été réduit à 500 Mark — 625 Fr.

Chaque Monographie 5 à 27 se vend séparément la moitié du prix indiqué ci-dessus.

Bei Subskription auf wenigstens 5 Jahrgänge beträgt der Preis für den Jahrgang 50 Mark.

Pour les souscripteurs de 5 années au moins, le prix est fixé à 62,50 Fr. par année.

## Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel.

Vollständig erschienen die Bände: — Ont paru les volumes:

I. 1878—79. 592 Seit. mit 18 Taf. 29 M	441 M = 551,25 Fr.	X. 1891—93. 680 Seit. mit 40 Taf. 76 M — 95,— Fr.
II. 1880—81. 530 „ „ 20 „ 29 M		XI. 1893—95. 694 „ „ 24 „ 58 M — 72,50 Fr.
III. 1881—82. 602 „ „ 26 „ 41 M		XII. 1895—97. 772 „ „ 34 „
IV. 1883. 522 „ „ 40 „ 59 M		XIII. 1898—99. 773 „ „ 13 „ 43 M — 53,75 Fr.
V. 1884. 580 „ „ 32 „ 56 M		XIV. 1900—01. 629 „ „ 18 „ 44 M — 55,— Fr.
VI. 1885—86. 756 „ „ 33 „ 58 M		XV. 1902. 683 „ „ 30 „ 65 M — 81,25 Fr.
VII. 1886—87. 748 „ „ 27 „ 56 M		XVI. 1903—04. 588 „ „ 22 „ 47 M — 58,75 Fr.
VIII. 1888. 662 „ „ 25 „ 55 M		XVII. 1904—06. 528 „ „ 33 „ 58 M — 72,50 Fr.
IX. 1889—91. 676 „ „ 25 „ 58 M		

Bei Bezug der ersten 9 Bände wird deren Preis auf die Hälfte ermässigt. — Pour les acheteurs des volumes 1 à 9 le prix en sera réduit de moitié.

## Zoologischer Jahresbericht.

Erschienen sind die Berichte für: — Ont paru les comptes-rendus pour:

1879. Preis 32 M — 40,— Fr.	1884. „ 36 M — 45,— Fr.
1880. „ 31 M — 38,75 Fr.	1885. „ 36 M — 45,— Fr.
1881. „ 31 M — 38,75 Fr.	1886 bis 1904. Preis jedes Bandes
1882. „ 32 M — 40,— Fr.	(Jahrgangs) 24 M — 30,— Fr.
1883. „ 34 M — 42,50 Fr.	

Autoren- u. Sachregister zu den Berichten für 1886—1890 bearb. von P. Schiemenz u. E. Schoebel. Preis 16 M — 20 Fr.

Autorenregister zu den Jahresberichten für 1891—1900 bearbeitet von E. Hentschel u. E. Schoebel. Preis 12 M — 15 Fr.

Bei Bezug der Jahrgänge 1879—1885 incl. beträgt der Preis derselben nur die Hälfte, also 116 M. — Pour les acheteurs des années 1879—1885 incl., le prix en sera réduit de moitié, à 145 Fr.









